АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

2

ФЕВРАЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 58 (1973) № 2

УДК 581.44 : 582.71

Н. В. Шилова

РАЗВИТИЕ ЛИСТОВОГО СЛЕДА И СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CRATAEGUS* L.

С 7 рисунками

N. V. SHILOVA. DEVELOPMENT OF LEAF TRACE AND STEM STRUCTURE IN SOME SPECIES OF THE GENUS *CRATAEGUS* L.

Проведено изучение анатомического строения 8 видов *Crataegus*, относящихся к 3 секциям. Установлено, что у видов с широким основанием листа площадь конуса нарастания больше, пластохрон длиннее, на верхушке побега скучено меньше зачатков листьев, первенцы протоксилемы в пучках листового следа дифференцируются скорее, площадь поперечного сечения стебля, ширина коры и сердцевины больше, чем у видов с узким основанием листа. Эти две группы видов отличаются комплексом признаков. На основе полученного и литературного материала обсуждаются взаимосвязи между заложением и ростом зачатков листьев и строением верхушки побега и стебля.

Вопрос о влиянии листа на структуру побега был поставлен еще во второй половине XIX в. (Бекетов, 1858; Iost, 1893; позже — Радкевич, 1947 [1]). Позднее было также выявлено, что взаимосвязи листовых и почечных следов в стебле, последовательность развития флоэмы и ксилемы зависят в значительной степени от характера листорасположения (Priestley a. Scott, 1936; Esau, 1943; Hedegüs, 1949; Girolami, 1953; Кондратьева-Мельвиль, 1956; Данилова, 1961). Величина и форма листьев, скорость их заложения, рост и организация проводящей системы побега взаимосвязаны (Pulawska, 1965).

Эти закономерности были установлены на растущем побеге. Анатомические исследования зимующих почек покрытосеменных и голосеменных показали, что различия в морфологическом строении почек и числе почечных членов у представителей разных экологических типов связаны с объемом конуса нарастания, объемом листовых зачатков и с интенсивностью разрастания нижних, начавших рост листовых зачатков (Schüepp, 1929, 1966; Priestley a. Scott, 1936; Hagemann, 1960; Tucker, 1962).

При сравнительном исследовании видов *Crataegus* были выявлены различия между видами этого рода в скорости и продолжительности формирования почек (Шилова, 1969). Установлено, что одна группа видов — *C. sanguinea*, *C. altaica*, *C. dahurica*, *C. hissarica* — отличается медленными темпами формирования почек, а другая — *C. remotilobata* и *C. pinnatifida* — более быстрыми темпами заложения почек. Представители этих групп различаются также числом почечных чешуй и строением почек (Шилова, 1969).

Задачей настоящей работы было выяснение зависимости между особенностями роста листьев, развитием их листового следа и строением стебля у широколистных и узколистных видов рода *Crataegus* L.

Материал и методика

Верхушечные удлиненные побеги *Crataegus altaica* Lange, *C. hissarica* Pojark., *C. dahurica* Koehne et C. K. Schn., *C. chlorosarca* Maxim., *C. pinnatifida* Bunge, *C. remotilobata* Raik. ex M. Pop., *C. curvisepala* Lindm., *C. turkestanica* Pojark. были

[1] В статье приведен обстоятельный обзор литературы по этому вопросу.

собраны в Ленинграде в парке Ботанического института АН СССР и в парке Лесотехнической академии в 1968—1969 гг. и были определены до вида А. И. Поярковой. Собранные в мае (12 V, 18 V, 21—22 V), в начале июня (3 VI) и в июле (18 VII) побеги фиксировались в 75° спирте и в смеси Карнуа. Затем материал, помещавшийся в 75° спирт, препарировался под бинокулярной лупой; из другой части материала, зафиксированного в смеси Карнуа, приготовлялись серийные микротомные поперечные и продольные срезы толщиною 12 мк. Срезы через верхушку побега приготовлялись на протяжении 8—14 верхних узлов, повторность была 3—5-кратная. Площади конуса нарастания и клеток периферической и сердцевинной меристемы определялись по методике В. К. Василевской (1962). Строение верхушки побега изучалось под бинокуляром МБС-1, а длина самых молодых листьев определялась при помощи окулярмикрометра МОВ-1—15^x с точностью до 10 мк. Сравнение ширины основания листьев и измерение площади их поперечного сечения проводились на уровне конуса нарастания. Контуры поперечного сечения листа на микротомных поперечных срезах зарисовывались с помощью РА-4, переносились на миллиметровку, на которой подсчитывалась площадь поперечного сечения в мм^2. Описание строения сформированного стебля проводилось в 10-м междоузлии, где рост тканей почти закончился.

Морфология побегов. Листорасположение сформированных побегов у видов боярышника варьирует от 1/3 до 2/5, и от 2/5 до 3/7. У большей части исследованных видов встречаются побеги с филлотаксисом 2/5, реже 1/3; у *C. altaica* и *C. chlorosarca*, напротив, чаще бывает 1/3 (60—75%); у *C. turkestanica* иногда 3/7.

Измерение площади поперечного сечения основания первых шести листьев в верхушке побега у 8 видов *Crataegus* показало, что различия между этими видами по размерам листьев выявляются очень рано. Площадь поперечного сечения первого, самого молодого, зачатка листа *C. altaica*, *C. hissarica*, *C. turkestanica* больше, чем у *C. pinnatifida*, *C. remotilobata*, *C. curvisepala*, *C. dahurica* и *C. chlorosarca*. В течение следующих 3 пластохронов разрастание листьев *C. dahurica* и *C. chlorosarca* происходит быстрее, чем у других видов с узким основанием листа, и вследствие этого с 5—6-го пластохрона эти виды следует относить к группе широколистных видов. Листья *C. turkestanica*, напротив, начинают разрастаться медленнее, чем у остальных видов с широким основанием листа, и с 5—6-го пластохрона этот вид относится к группе узколистных видов. Таким образом, состав групп, который складывается к 5—6-му пластохрону, отражает уже соотношение размеров, характерное для сформированных листьев этих видов.

К видам с широким основанием листа относятся *C. altaica*, *C. hissarica*, *C. dahurica*, *C. chlorosarca*. Такое строение наблюдалось почти у всех видов секции *Sanguineae*, кроме *C. remotilobata*. Анатомическое строение, встречающееся у видов с широким основанием листа, будем называть типом altaica. Другое строение наблюдалось у видов с узким основанием листа: *C. curvisepala*, *C. turkestanica*, *C. pinnatifida* и *C. remotilobata*, т. е. у большей части видов секций *Crataegus*, *Pinnatifidae*, а также у одного вида из секции *Sanguineae*. Такое строение будем называть типом curvisepala.

В мае и июне, во время интенсивного роста побегов в длину, на их верхнем терминальном конце бывает собрано много молодых растущих листьев. При просмотре верхушки побегов установлено, что в это время у видов *C. altaica*, *C. hissarica*, *C. dahurica*, *C. chlorosarca*, т. е. видов, обладающих листьями с более широким основанием, они собраны в верхушечные группы по 5—6. Фактически верхушка побега этих видов бывает сложена только 5 листьями, принадлежащими к одному циклу. У 6—7 листьев, которые уже относятся к следующему циклу, междоузлия начинают разрастаться, но они еще короткие. Вследствие незначительного разрастания междоузлий 6-й и 7-й листья находятся близко от верхушки и примыкают к верхушечной группе самых молодых листьев. Ниже этих листьев междоузлия разрастаются значительно. У видов с более узким основанием листа и более мелкими листьями (*C. curvisepala*, *C. pinnatifida*, *C. remotilobata*, *C. turkestanica*) разрастание междоузлий между 6—10 и 11—15 листьями происходит медленнее и поэтому листьев, скученных на верхушке побега, у них бывает вдвое или втрое больше. У побегов этого типа верхушечные группы состоят из 11—15

листьев т. е. из листьев двух-трех циклов. Очевидно, эти факты указывают на наличие зависимости между размерами листьев и числом листьев, собранных на верхушке побега в период открытого роста.

Границу между листьями, скученными на верхушке побега, и более взрослыми с междоузлиями в несколько см, удобно намечать по листу длиною в 1 см. Пластинка такой длины развивается у 5—6-го листа *C. altaica*, 8—9-го у *C. chlorosarca*, *C. dahurica*, 8—11-го у *C. pinnatifida*, 11—14-го у *C. turkestanica* и 13—15-го у *C. curvisepala*. Виды с широким и узким основанием листа различаются уже строением их конуса нарастания.

Строение конуса нарастания *C. altaica* и *C. curvisepala*. Зональность в верхушечной меристеме в период активного роста

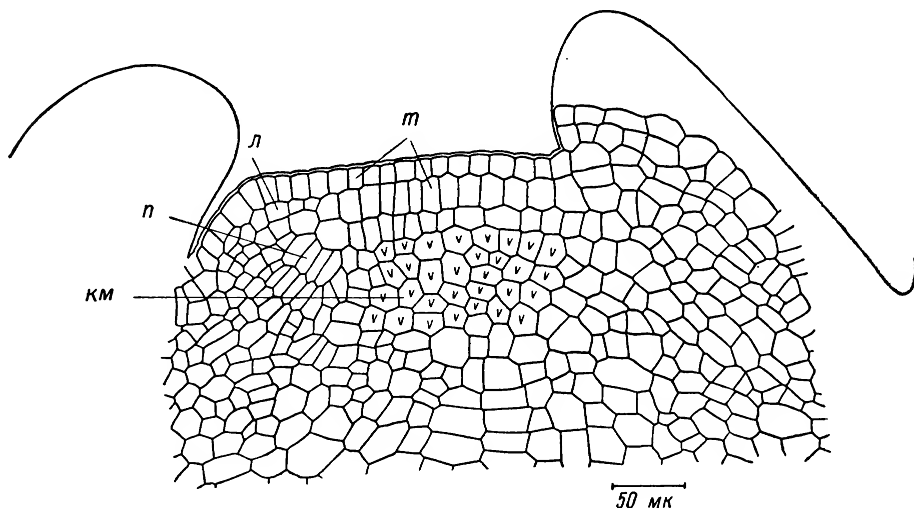


Рис. 1. Продольно-медианный срез конуса нарастания—побега *Crataegus altaica* Lange (12 мая).

т — туника, *п* — прокамбий, *км* — клетки сердцевинной меристемы, *л* — заложение листового бугорка.

побега боярышника выражена слабо, что указывалось и для других видов двудольных. В конусе нарастания отчетливо различаются лишь 3 слоя туники, периферическая зона и зона стержневой меристемы (рис. 1 и 2). В продольном сечении поверхностный слой туники *C. altaica* представлен 14 клетками, *C. curvisepala* — 10 клетками. В связи с заложением листового бугорка периферическая зона расширена, на ее долю приходится от $^1/_3$ до $^1/_2$ площади верхушечной меристемы; стержневая или сердцевинная меристема несколько смещена от центра к подножию более старого листового зачатка, по ее ширине (по поперечной оси стебля) насчитывается 8—9 клеток у *C. altaica* и 7—8 клеток у *C. curvisepala*.

Таким образом, сравнительный анализ строения зон в конусе нарастания у *C. altaica* и *C. curvisepala* показал, что эти виды незначительно различаются по числу клеток, слагающих сердцевинную меристему, периферическую зону и слои туники. Однако видно, что конусы нарастания этих видов хорошо различаются по площади клеток всех зон, особенно сердцевинной меристемы, и вследствие этого размерами своих верхушечных меристем. Конус нарастания *C. curvisepala*, по сравнению с *C. altaica*, меньше и состоит из более мелких клеток (табл. 1). Различия в морфологии конусов нарастания этих видов наводят на мысль, что деления в верхушечной меристеме *C. curvisepala* в целом идут более интенсивно, чем в верхушечной меристеме *C. altaica*, что подтверждается темпами их органогенеза.

Особенности роста листьев коррелятивно связаны с особенностями дифференциации тканей в листовых следах. Проследим соответствующие

ТАБЛИЦА 1

Некоторые признаки анатомического строения верхушки побега видов *Crataegus* L. (среднее из 3—5-кратной повторности)

Вид	Площадь конуса нарастания в плоскости медианного сечения (в мм²)	Количество клеток меристемы на медианном срезе конуса нарастания	Площадь 1 клетки периферической меристемы в плоскости медпанного сечения (в мм²)	Площадь 1 клетки сердцевинной меристемы в плоскости медианного сечения (в мм²)
C. altaica Lange . .	11.5	149	0.055	0.095
C. curvisepala Lindm.	7.2	163	0.036	0.045

различия на примере представителей разных типов строения. Листовой след листа всех видов боярышника 3-пучковый.

Развитие листового следа типа altaica. В следе 3—4-го зачатка листа дифференцируются прокамбиальные пучки. Срединный пучок следа этих листьев по радиусу и по тангенсу стебля сложен 10—11 клетками. В нем различаются инициали флоэмы. Первенцы протоксилемы появляются в центральном пучке следа 3-го (у *C. dahurica*), чаще 4-го (у *C. altaica*, *C. hissarica*, *C. chlorosarca*) листового зачатка, имеющего длину 400—900 мк. Объем пучка следа 5-го листа (дл. 1.5—3 мм) возрастает, он сложен 14—15 клетками по радиусу и 18—19 клетками — по тангенсу. С внешней стороны пучка различается центральная группа протофлоэмы с 3—4 дифференцированными ситовидными элементами; иногда по краям его заметны группы прокамбия, которые будут дифференцироваться во флоэму. На его ксилемном полюсе образуется 3—5 трахеальных элементов. Наименее развитые пучки с 3 ситовидными и трахеальными элементами наблюдались у *C. altaica*, наиболее развитые пучки с 5 трахеальными элементами — у *C. chlorosarca* (рис. 3).

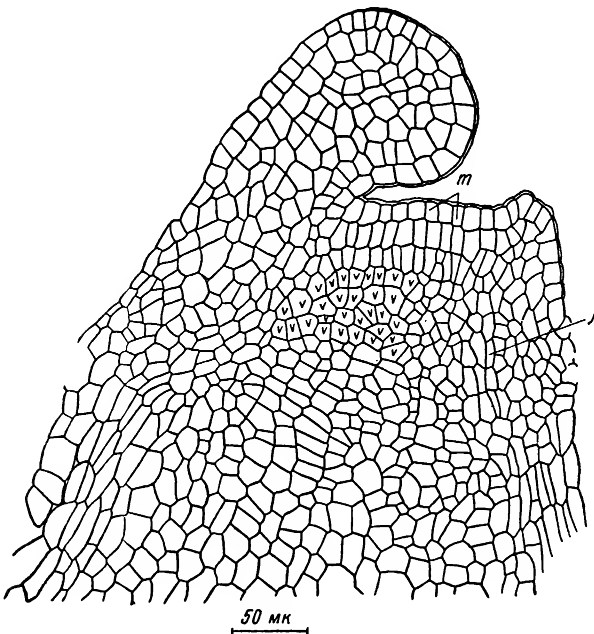


Рис. 2. Продольно-медианный срез конуса нарастания *Crataegus curvisepala* Lindm. (18 мая).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Развитие листового следа типа curvisepala. Инициали флоэмы дифференцируются в срединном пучке следа 3—4-го листа, как и в типе altaica, однако дальнейшая дифференциация васкулярных элементов по сравнению с типом altaica здесь замедлена. Центральный пучок листа следа 5-го листового зачатка (длиною 900—1200 мк) сложен 12—14 клетками по радиусу и 10—14 — по тангенсу. В нем дифференцируются первые трахеальные элементы (рис. 4) и продолжает дифференцироваться протофлоэма: хорошо различается центральная группа протофлоэмы из 1—4 ситовидных трубок, а в более развитых пучках (у *C. turkestanica*) и в боковых группах заметен прокамбий про-

тофлоэмы. Наименее развитые пучки с несколькими ситовидными и трахеальными элементами наблюдались у *C. pinnatifida* и *C. remotilobata*, наиболее развитые с 3—4 трахеальными элементами — у *C. turkestanica*. В целом центральный пучок листового следа 5-го зачатка листа типа curvisepala по сравнению с типом altaica меньше по размерам, сложен меньшим количеством элементов и состоит из более мелких клеток прокамбия; васкулярные элементы в нем дифференцируются позднее на 1—2 пластохрона и бывают меньшего диаметра. Деятельность камбия начинается в следе 6—7-го листа. Пластинка 10-го листа типа altaica достигает 15—20 мм, что составляет примерно $^2/_5$ от окончательных размеров

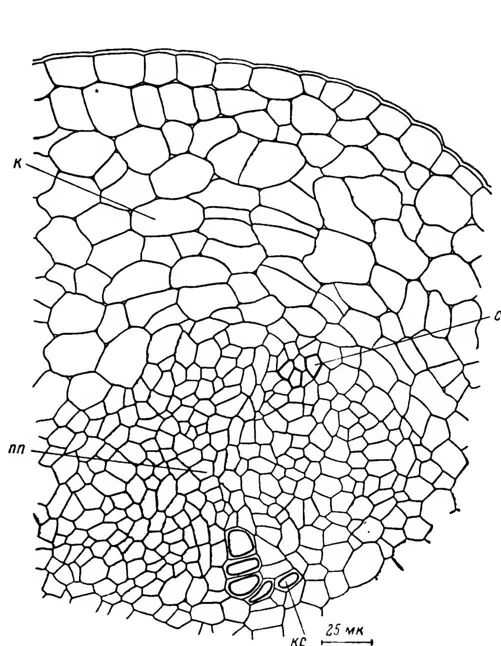


Рис. 3. Поперечный срез центрального пучка листового следа 5-го листа *Crataegus chlorosarca* Maxim. в его узле.

пп — проводящий пучок, *кс* — протоксилема, *с* — ситовидные трубки, *к* — кора.

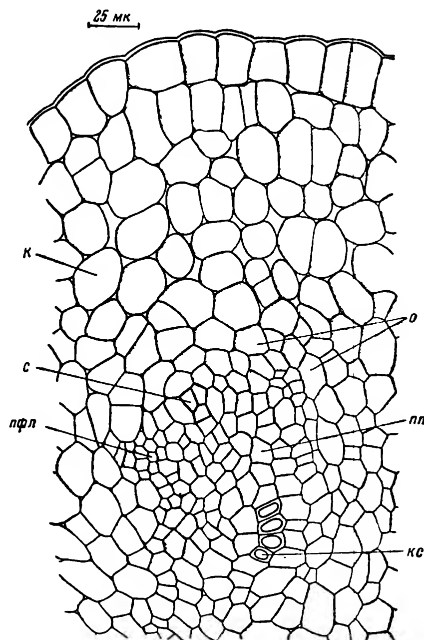


Рис. 4. Поперечный срез центрального пучка листового следа 5-го листа *Crataegus turkestanica* Pojark. в его узле.

пфл — прокамбий флоэмы, *о* — клетки обкладки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

этого листа; след центральной жилки представлен очень крупными проводящими пучками (рис. 5).

Флоэмная часть пучка состоит из 28—30 слоев флоэмы первичного и вторичного происхождения. В первичной флоэме ситовидные элементы облитерируются, а флоэмная паренхима состоит из сильно разросшихся очень крупных клеток. Трахеальные элементы образуют 5—6 цепочек или групп; в них, кроме протоксилемы, дифференцируется по 3—5 сосудов метаксилемы.

Пластинка 10-го листа типа curvisepala достигает 5 мм, что составляет примерно $^1/_5$ часть от размеров взрослого листа.

Флоэма по радиусу стебля сложена 13—20 клетками, ксилема — 2—3. В первичной флоэме клетки флоэмной паренхимы сильно разрослись; облитерации ситовидных элементов еще не наблюдается. В пучке видны деления камбиального типа: насчитывается 3—4 слоя камбиальных клеток. В целом следует отметить, что центральный пучок следа 10-го листа типа curvisepala по сравнению с типом altaica меньше, состоит из меньшего количества слоев; клетки его мельче, а просветы сосудов более узкого диаметра.

В пучках листового следа 10-го листа *C. altaica* и *C. curvisepala* большое количество слоев приходится на флоэму. Подсчеты показывают, что

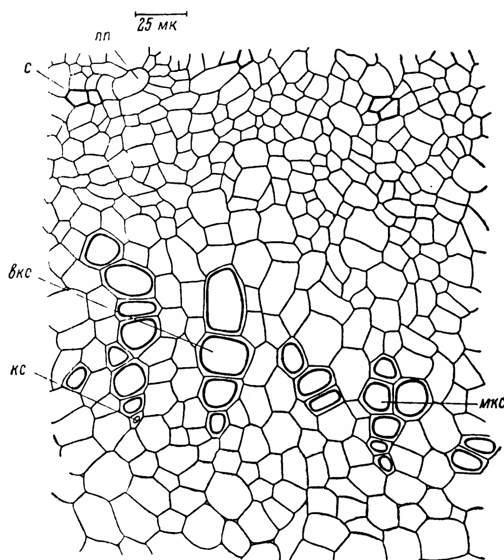


Рис. 5. Поперечный срез центрального пучка листового следа 10-го листа *Crataegus altaica* Lange в его узле.

мкс — метаксилема, *лп* — лубяная паренхима, *вкс* — вторичная ксилема. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

число слоев флоэмы в пучках оси (по радиусу стебля) в 3—4 раза превышает число слоев ксилемы. Метафлоэма плохо отличается от вторичной флоэмы. Судя по радиальным лучам, которые встречаются только во вторичной флоэме, можно предположить, что значительная часть флоэмы возникла из производных камбия и поэтому число слоев вторичной флоэмы больше числа слоев вторичной ксилемы, дифференциация которой еще только начинается. Это сравнение показывает, что во время быстрого удлинения стебля, когда рост листа еще не закончился, камбий некоторый период времени работает односторонне, образуя элементы только в сторону флоэмы; образование вторичной ксилемы при этом временно задерживается.

Камбий отчетливо заметен в листовом следе 10—11-го листьев, пластинка их имеет длину 5 мм — у типа curvisepala и 15—20 мм — у типа altaica. В пучках оси камбиальные деления различаются на расстоянии 6—7 мм от верхушки побега. С развитием камбия различия в темпах дифференциации тканей стебля сглаживаются.

В следе 14—15-го листьев объем флоэмы еще возрастает: так, у типа curvisepala флоэма по радиусу стебля насчитывает 20 слоев клеток (рис. 6), ксилема — 6. Как и в следе 10-го листа, объем флоэмной области превышает объем ксилемы в 3—4 раза. Несомненно, что значительный объем флоэмы достигается за счет развития флоэмы не только первичного, но и вторичного происхождения. Появляются материнские клетки вторичной ксилемы. По периферии области первичной флоэмы дифференцируются лубяные волокна — пер-

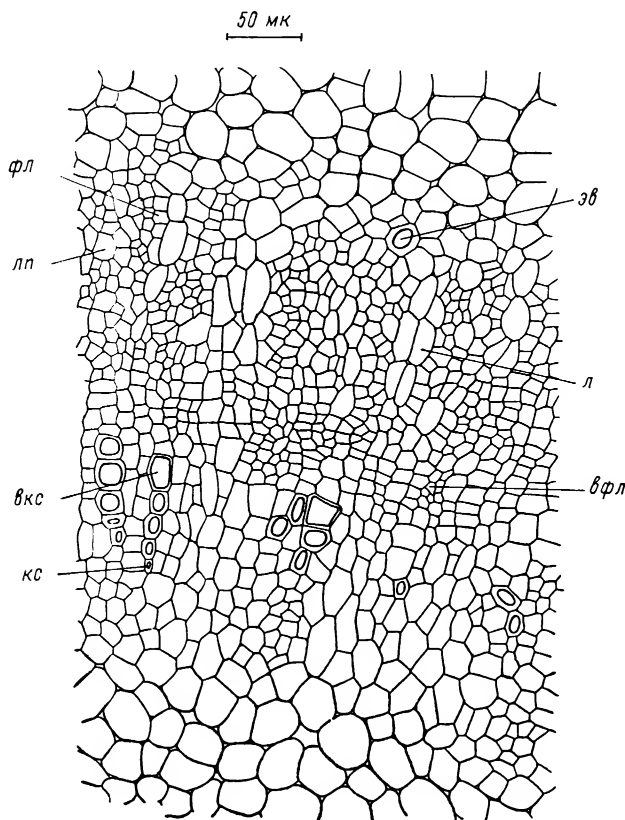


Рис. 6. Поперечный срез центрального пучка листового следа 14-го листа *Crataegus curvisepala* Lindm. в его узле.

фл — первичная флоэма, *вфл* — вторичная флоэма, *эв* — экстраксилярные волокна, *л* — радиальные лучи. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3 и 5.

вичные экстраксилярные волокна по терминологии Блис (Blyth, 1958).

Таким образом, исследование развития листового следа в связи с ростом листа у видов боярышника с узким и с широким основанием листа позволило выявить некоторые различия в размерах их проводящих пучков, размерах их клеток и темпах дифференциации васкулярных элементов, которые особенно хорошо проявляются на ранних фазах развития верхушки побега. Камбий у них появляется почти одновременно. С образованием камбия различия в темпах дифференциации васкулярных и паренхимных тканей, обусловленные в значительной степени особенностями роста листьев на ранних фазах, постепенно сглаживаются. С этого момента представители разных типов отличаются главным обра-

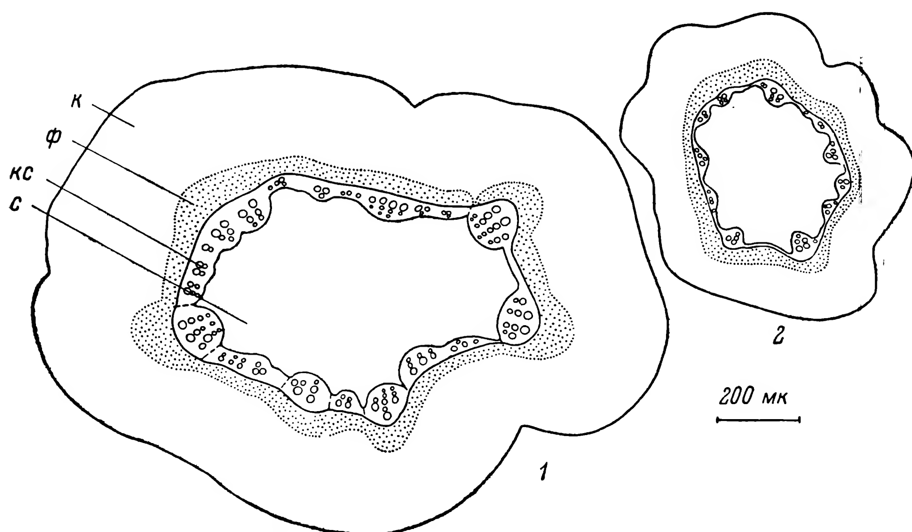


Рис. 7. Поперечные срезы стебля в 10-м междоузлии *Crataegus chlorosarca* Maxim. (*1*) и *C. pinnatifida* Bunge (*2*).

к — кора, с — сердцевина, кс — ксилема, ф — флоэма.

зом размерами проводящих пучков листового следа, величиной элементов паренхимных и особенно васкулярных тканей и строением стебля.

Строение стебля. Уже на уровне верхних узлов строение стебля видов группы altaica отличается от видов группы curvisepala более крупными клетками образовательного кольца, паренхимы сердцевины и первичной коры; прокамбиальные тяжи также несколько крупнее.

Под 5—6-м узлом вырисовываются контуры кольцевого строения стебля. На этом уровне на поперечных срезах верхушки побега прокамбиальные тяжи и проводящие пучки листовых следов в типе altaica стали еще крупнее, а кора и сердцевина шире, чем в типе curvisepala.

Некоторые количественные показатели, позволяющие составить представление о развитии васкулярных тканей, коры и сердцевины, и соотношении этих тканей в стебле видов боярышника приведены в табл. 2. У всех видов боярышника сравнительно небольшой процент приходится на васкулярные ткани стебля, причем флоэма всегда развита сильнее ксилемы; очень сильно развиты сердцевина (на ее долю приходится от 41 до 59% от диаметра стебля) и кора. По ширине диаметра стебля, ширине коры и сердцевины и размерам слагающих их клеток наиболее резкие отличия (рис. 7, *1*, *2*) выявились между видами с широким (*C. altaica*, *C. hissarica*, *C. chlorosarca*) и наиболее узким (*C. pinnatifida*, *C. remotilobata*) основанием листа.

Сильное разрастание стебля по его диаметру, отмеченное у видов с широким основанием листа, обусловливается более сильным развитием центрального и боковых пучков листового следа, большей шириной кольца

ТАБЛИЦА 2

Некоторые признаки анатомического строения однолетнего стебля видов *Crataegus* L. (среднее из 3—5-кратной повторности)

Секция	Вид	Диаметр стебля (в мк)	Соотношение тканей в стебле (в % от диаметра стебля): кора	луб	древесина	сердцевина	Кора: количество слоев	ширина (в мк)	Поперечник 1 клетки по радиусу коры (в мк)	Сердцевина: диаметр сердцевины (в мк)	количество клеток по диаметру	поперечник 1 клетки по диаметру сердцевины (в мк)
Sanguineae	*C. altaica* Lange	958	24	11	10	55	10	119	12	858	28—30	16—17
	C. hissarica Pojark.	1055	34	17	8	41	12	182	13—14	619	25—27	14—22
	C. chlorosarca Maxim.	936	34	13	11	42	10	161	14—17	646	24—27	12—20
	C. remotilobata Raik. ex M. Pop.	800	28	15	14	43	7—8	115	10	396	16—18	18—22
Crataegus	*C. turkestanica* Pojark.	873	32	15	12	41	11	136	12—13	470	22—24	18—22
	C. curvisepala Lindm.	816	29	15	9	47	10	120	12	566	22—26	15—18
Pinnatifidae	*C. pinnatifida* Bunge	528	17	14	10	59	9	45	5	350	18—21	5—18

васкулярных тканей, большей шириной паренхимных тканей — коры и сердцевины.

Строение коры, как это совершенно правильно отмечалось в литературе (Ашуров, 1966), неоднородно: субэпидерма и 2—3 глубже лежащих слоя дифференцируются в пластинчатую колленхиму. Наружные слои коры, залегающие под колленхимой, отличаются от ее внутренних слоев размерами клеток, толщиной их оболочек и развитием межклетников. В средних слоях клетки обычно сильно вакуолизируются и разрастаются. Оболочки наиболее крупных клеток разрушаются, и в этой части коры образуются большие воздухоносные пространства. Внутренние слои состоят из более мелких и менее вакуолизированных клеток. По периферии первичной флоэмы развиваются группы экстраксилярных волокон.

У видов группы altaica кора состоит из 10—12 слоев, клетки ее крупные — до 12—17 мк по диаметру. Периферические слои коры, развивающиеся в колленхиму, сложены изодиаметрическими клетками, более многогранными, чем в группе curvisepala; средняя часть коры состоит из очень крупных клеток, сильно вытянутых по тангенсу стебля, с большими межклетниками. Внутренние слои сложены более мелкими клетками, также вытянутыми в тангентальном направлении, с более мелкими межклетниками.

У видов группы curvisepala кора состоит из 7—11 слоев, клетки ее мельче — в среднем до 5—13 мк по диаметру. Эпидерма, субэпидерма и более глубокие слои периферической части коры, дифференцирующиеся в пластинчатую колленхиму, вытянуты по радиусу стебля и сложены мелкими до-

вольно высокими (на поперечном срезе) и округлыми клетками; средние слои состоят из более крупных и более или менее округлых клеток, внутренние — из более мелких клеток, вытянутых по тангенсу. В целом кора видов группы altaica шире: она сложена бо́льшим количеством слоев и состоит из более крупных тонкостенных и менее округлых клеток. У видов группы curvisepala кора у́же, сложена меньшим количеством слоев и состоит из более мелких клеток, но колленхима у них дифференцируется быстрее.

Несмотря на то что различия между видами боярышника по количеству слоев коры, ее ширине и размерам клеток небольшие, строение коры видов, представляющих разные типы строения, отличается рисунком и довольно специфично.

Измерение диаметра сосудов в центральном пучке листового следа 10-го листа показало, что у *C. pinnatifida* и *C. remotilobata* ширина полости сосудов достигает 5—7 мк, у *C. curvisepala* и *C. turkestanica* — 11 мк, у *C. altaica* и *C. chlorosarca* — 33—52 мк.

Сердцевина боярышника гетерогенная (Metcalfe a. Chalk, 1950). У видов группы altaica она сложена 24—30 слоями крупных, довольно тонкостенных клеток. У видов группы curvisepala сердцевина состоит из 16—26 слоев; клетки ее более мелкие и толстостенные.

Заключение

Изучение строения верхушки побега, листового следа и стебля 8 видов боярышника, относящихся к 3 секциям и различающихся ритмом заложения почек, позволило выявить ряд взаимосвязей в строении листа и побега.

Виды с более широким основанием листа — *C. altaica*, *C. chlorosarca* — имеют побеги с более низким филлотаксисом ($^1/_3$); у видов с более узким основанием листа — *C. pinnatifida*, *C. remotilobata*, *C. curvisepala*, *C. turkestanica* — чаще встречаются побеги с филлотаксисом $^2/_5$ или $^3/_7$. У видов боярышника с более широким основанием листа, у которых листовой цикл составляют 3—5 зачатков листьев (число зачатков в цикле, как известно, соответствует знаменателю филлотаксической дроби), верхушка растущего побега сложена только 5—6 листовыми зачатками. Ниже этих листьев междоузлия сильно разрастаются. У видов с более узким основанием листа, у которых цикл составляют 5—7 зачатков листьев, на верхушке побега скучено по 11—15 листьев, так как междоузлия между 6—10-м и 11—15-м листьями разрастаются медленнее; только ниже этих листьев происходит значительное разрастание междоузлий. Эти данные позволяют констатировать наличие коррелятивной зависимости между числом зачатков в цикле, шириной их основания, числом зачатков листьев, собранных на верхушке побега в период интенсивного роста, и темпами разрастания нижних междоузлий побега. Чем у́же основание листа, тем быстрее возникают зачатки листьев, тем больше зачатков образует верхушечный цикл, больше листьев собрано на верхушке побега и тем позднее начинается сильное разрастание их междоузлий. Междоузлия начинают расти, когда рост листа почти заканчивается, однако разрастание междоузлий контролируется также скоростью заложения и роста зачатков листьев на верхушке побега (Василевская, 1962).

У видов с более широким основанием листа проводящие пучки в листьях и оси крупнее, первенцы протоксилемы в них дифференцируются несколько раньше и дифференциация васкулярных тканей бывает несколько продвинута. У видов с более узким основанием листа проводящие пучки мельче, дифференциация протоксилемы в них начинается несколько позднее; трахеальные элементы и ситовидные трубки более узкого диаметра. Различия в темпах дифференциации у видов разных групп, по всей вероятности, обусловлены разной длительностью их пластохрона. Быстрее дифференцируются васкулярные элементы у видов с более длинным и медленнее — у видов с более коротким пластохроном.

Полученные факты согласуются с имеющимися в литературе данными о закономерностях васкулярной организации в связи с филлотаксисом (Priestley a. Scott, 1936; Esau, 1943; Girolami, 1953; Pulawska, 1965). Первые трахеальные элементы протоксилемы в побегах боярышника с широким основанием листа дифференцируются у 3—4-го листьев, т. е. в конце первого цикла, когда они достигают длины 500—1200 мк. У листьев 2-го цикла появляются первенцы метаксилемы, значительно разрастаются междоузлия, начинается деятельность камбия и закладываются пазушные почки. В следах 10—11 листьев (длиною 5—20 мм), принадлежащих 3-му циклу, камбий образует вторичную ксилему.

У видов группы altaica с более широким основанием листа и с более длинным пластохроном клетки образовательного кольца, паренхимы сердцевины и первичной коры крупнее, а их сформированные стебли отличаются от стеблей видов группы curvisepala бо́льшим диаметром элементов паренхимных и особенно васкулярных тканей, большей шириной коры и сердцевины и большей площадью поперечного сечения стебля.

У видов боярышника с более широким основанием листа площадь конуса нарастания больше, клетки верхушечной меристемы крупнее, зоны периферической и сердцевинной меристемы сложены несколько бо́льшим количеством слоев, чем у видов с более узким основанием листа. У диплоидных, триплоидных и тетраплоидных (Гладкова, 1968, 1970) видов *Crataegus* четкой корреляции между размерами клеток верхушечной меристемы, скоростью их делений и уровнем плоидности констатировать не удалось. Зависимость между размерами клеток верхушечной меристемы и скоростью их делений, о которой мы судили по скорости заложения зачатков листьев, выражена довольно четко. В конусах нарастания, сложенных клетками большего диаметра, зачатки листьев возникают с более широким основанием и в более медленном темпе, чем в конусах нарастания, сложенных клетками меньшего диаметра.

Представляет интерес, что у некоторых покрытосеменных, имеющих побеги микрофилльного типа (Василевская, 1955; Быкова, 1967), число слоев сердцевины и коры определяется еще в конусе нарастания. У видов боярышника, напротив, кора и сердцевина (по диаметру стебля) ниже конуса нарастания значительно разрастаются за счет увеличения количества слоев и за счет роста составляющих их клеток. Однако, деление и разрастание клеток на более поздних фазах развития побега у разных видов боярышника происходит пропорционально количеству слоев и размерам клеток, слагающих их конусы нарастания. Поэтому различия в строении конуса нарастания между видами боярышника с широким и узким основанием листа обусловливают различия в строении сформированных стеблей разного типа.

Различия между видами внутри секций и видами из разных секций небольшие; важно, однако, подчеркнуть, что группы видов рода *Crataegus* отличаются не одним, а целыми комплексами признаков: размерами конуса нарастания, темпами заложения зачатков листьев и шириной их основания, числом зачатков в цикле, числом зачатков в верхушечной почке и на верхушке побега, листорасположением, темпами развития васкулярных элементов в проводящих пучках листового следа, строением сформированного стебля. Все эти признаки взаимосвязаны и составляют корреляционные системы. Совокупность этих признаков, которая встречается у видов с широким основанием листа, — *C. altaica*, *C. hissarica*, *C. dahurica*, *C. chlorosarca*, определяет один тип строения побега, названный нами altaica. Другая совокупность признаков характерна для видов с узким основанием листа — *C. curvisepala*, *C. turkestanica*, *C. oxyacantha*, *C. pinnatifida*, *C. remotilobata*. Этот тип мы назвали curvisepala. Тип altaica оказался присущим почти всем видам секции *Sanguineae*, кроме *C. remotilobata*; тип curvisepala свойствен многим видам секции *Crataegus* и одному виду секции *Sanguineae*, а также изученному нами представителю секции *Pinnatifidae*. По особенностям роста и анатомическим признакам *C. remotilobata* занимает обособленное положение в секции *Sanguineae*.

В комплексах признаков, составляющих эти корреляционные системы, одним из определяющих моментов, по-видимому, является величина квантов роста. Т. И. Серебрякова (1971) справедливо указывает, что величина квантов роста выявляется при распускании побегов. Следует, однако, отметить, что квантированность роста можно наблюдать уже в строении верхушечного цикла, причем кванты роста можно сравнивать по числу листьев в цикле. Различия в величине квантов зависят от соотношения между шириной основания листовых зачатков и числом зачатков, составляющих верхушечный цикл. Важно подчеркнуть, что особенности кванта видов разных экологических групп, по-видимому, определяются очень рано в почке; позже они обусловливают и другие различия в строении побегов разных типов. При характеристике первичного строения стебля особенно важно учитывать ширину основания зачатков листьев и продолжительность их пластохрона.

Изменения соотношений в коррелятивных системах органов, подобные тем, которые были проанализированы на примере разных групп видов рода *Crataegus*, позволяют представить первые этапы морфологической дифференциации и обособления видов в процессе адаптивной дивергенции. Представители разных типов строения побега среди видов *Crataegus* различаются глубокой морфологической дифференциацией.

ЛИТЕРАТУРА

А ш у р о в А. А. (1966). Анатомические исследования однолетних побегов некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана. Изв. Отд. биолог. наук АН Тадж. ССР, 1. — Б е к е т о в А. Н. (1858). О морфологических отношениях листовых частей между собой и со стеблем. — Б ы к о в а Н. Б. (1967). Анатомическое строение побегов некоторых видов *Amygdalus*. Бот. ж., 52, 4. — В а с и л е в с к а я В. К. (1955). Особенности строения афилльных ксерофитов. Изв. АН Туркм. ССР, 3. — В а с и л е в с к а я В. К. (1962). Изменения анатомического строения верхушки побега в онтогенезе космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.). Бот. ж., 47, 11. — В а с и л е в с к а я В. К. (1966). Значение возраста листа для анатомии стебля космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.). Вестн. ЛГУ, биол., 4. — Г л а д к о в а В. Н. (1968). Кариологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medic. (*Maloideae*) в связи с их систематикой. Бот. ж., 53, 9. — Г л а д к о в а В. Н. (1970). Кариологическое исследование родов подсемейства *Maloideae* и вопросы их систематики и филогении. Автореф. дисс. — Д а н и л о в а М. Ф. (1961). О природе фасциации у растений. Бот. ж., 46, 10. — К о н д р а т ь е в а - М е л ь в и л ь Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. ж., 44, 9. — П о я р к о в а А. И. (1939). *Crataegus* L. Флора СССР, IX. — Р а д к е в и ч О. Н. (1947). О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений. Вестн. ЛГУ, 2. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Ш и л о в а Н. В. (1969). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. Бот. ж., 54, 8.— B l y t h A. (1958). Origin of primary extraxylary stem fibers in Dicotyledons. Univers. of California Publicat. Bot., 30, 2. — E s a u K. (1943). Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. II. Am. J. Bot., 30, 3. — G i r o l a m i G. (1953). Relation between phyllotaxis and primary vascular organization in *Linum*. Am. J. Bot., 40, 8—10. — H a g e m a n n W. (1960). Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sproßscheitels dicotyler Pflanzen. Öster. Bot. Zschr., 107, 3—4. — H e d e g ü s A. (1949). Is there a correlation between leaf arrangement and the manner of ontogeny of the conductive tissues of stems? Bot. Gaz., 110, 4. — J o s t L. (1893). Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Bot. Zeitung, VI—VIII. — M e t c a l f e C. R. a. L. C h a l k. (1950). Anatomy of the dicotyledons. — P r i e s t l e y J. H. a. L. J. S c o t t. (1936). The vascular anatomy of *Helianthus annuus* L. Proc. Leeds. Phil. a. Lit. Soc., 3. — P u l a w s k a L. (1965). Correlations in the development of the leaves and leaf traces in the shoot of *Actinidia arguta* Planch. Acta Soc. Bot. Poloniae, 34, 4. — S c h ü e p p O. (1929). Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von *Acer pseudoplatanus* L. Jahrb. Wiss. Bot., 70, 5. — S c h ü e p p O. (1966). Meristeme. — T u c k e r Sh. C. (1962). Ontogeny and phyllotaxis of the terminal vegetative shoots of *Michelia fuscata*. Am. J. Bot., 49, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 XII 1971).

SUMMARY

On the base of study of shoot apex structure, development of leaf trace and structure of mature stem in 8 species of *Crataegus*, pertaining to 3 sections, differences between species with various breadth of leaf base have been revealed. It was established that species with broad base of leaf (*C. altaica* Lange, *C. hissarica* Pojark., *C. chlorosarca* Maxim., *C. dahurica* Koehne et C. K. Schn.) have a larger area of apex and a longer plastochron; leaf primordia are not so numerously crowded at the shoot apex, first elements of protoxylem are differentiating in leaf trace bundles quicker, transverse section area of stem and breadth of cortex and pith are larger than in narrow based species (*C. pinnatifida* Bunge, *C. remotilobata* Raik. ex M. Pop., *C. curvisepala* Lindm., *C. turkestanica* Pojark.). Peculiarities of structures within different groups are formed very early in bud.

УДК 632.938+587.363 : 582.675.1

В. С. Чупов

ИММУНОЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В РОДАХ *ANEMONE* L., *PULSATILLA* MILL. И *HEPATICA* MILL.

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

V. S. CHUPOV. IMMUNO-ELECTROPHORETICAL INVESTIGATIONS IN GENERA *ANEMONE* L., *PULSATILLA* MILL. AND *HEPATICA* MILL.

Метод иммуноэлектрофореза был использован при анализе запасных белков семян 38 видов родов *Anemone*, *Pulsatilla*, *Hepatica*, а также отдельных видов других родов сем. *Ranunculaceae* и близких семейств. Использованы антисыворотки, полученные против *Pulsatilla patens*, *Anemone fasciculata* и *A. nemorosa*.

Установлена идентичность иммуноэлектрофоретических реакций внутри секций. Исключение представляет *Pulsatilla dahurica*, в белковом спектре которой отсутствует белок, отсутствие которого характерно для исследованных родов *Ranunculus* и *Myosurus*. Иммунологические методы подтверждают естественность и близость между собой секций родов *Anemone* и родов *Pulsatilla* и *Hepatica*. Очень сильно отличаются только представители секции *Anemonidium*. Внутри изученной группы по иммунологическим свойствам запасных белков семян наиболее близки между собой виды секций *Anemone* и *Anemonanthea* рода *Anemone*, а также секция *Rivularidium* род *Anemone* и род *Pulsatilla*.

В иммунологических исследованиях белков в последнее время начинает все шире использоваться метод иммуноэлектрофореза, предложенный Грабаром и Вильямсом (Grabar a. Williams, 1953). Он выгодно отличается от метода двойной диффузии, давая возможность, кроме иммунологической идентификации белков, характеризовать их также по электрофоретической и диффузионной подвижности. С применением этого метода выполнено уже довольно много работ систематического, физиологического и генетического направлений (Hall, 1959; Kloz, 1962, 1966; Chetíe, 1966; Klozova, 1966; Vaughan a. Waite, 1967; Simola, 1969; Daussant и др., 1969, и др.).

В настоящей работе применялась методика иммуноэлектрофоретического анализа водно-солевой вытяжки белков семян на пластинах, залитых агарозокрахмальным гелем.

Материал

В работе использован материал, собранный автором или по его просьбе сотрудниками различных ботанических учреждений Советского Союза из естественных мест обитания, материал из живой коллекции Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, сборы коллекторов семенной лаборатории того же института, а также материал, выписанный через семенные лаборатории различных ботанических учреждений.

Поскольку часто нельзя ручаться за точность определения материала, полученного через семенные лаборатории, мы старались употреблять для анализа семена одного и того же вида, полученные из разных мест. К этому следует заметить, что плоды изучаемых родов легко определяются до секций, а во многих случаях и до вида.

Относительно влияния культуры на белковые признаки семян данных немного, но работы Хамид, Сафонова, Плешакова (1967), Павлова, Колесник, Сафонова (1968), исследовавших методом дискэлектрофореза белковый состав семян злаков в условиях различного агрофона, показывают отсутствие качественных изменений белкового состава при широких изменениях внешних условий. Используя метод иммуноэлектрофореза, мы также не обнаружили разницы в иммуноэлектрофореграммах белковых экстрактов семян одного и того же вида, полученных из разных мест.

Приводим список использованного материала с указаниями времени и места сбора и имени коллектора (если оно известно). В списке приняты следующие сокращения: БИН — обозначения для семян растений, взятых в опыт из коллекций Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград); ТСХА — для семян из Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (Москва).

Сем. *Paeoniaceae. Paeonia suffruticosa* Haw. : 1970, БИН; *P. anomala* L.: 1970, БИН. — Сем. *Annonaceae. Asimina triloba* (L.) Dunal : 1971, университет Торонто, Канада. — Сем. *Nymphaeaceae. Nuphar luteum* (L.) Smith: 1968, Ленинградская обл., В. И. Кожанчиков. — Сем. *Alismataceae. Alisma plantago-aquatica* L.: 1971, университет Торонто. — Сем. *Berberidaceae. Berberis vulgaris* L. v. *atropurpurea* Regel : 1970, БИН; *B. amurensis* Rupr. : 1970, БИН; *Jeffersonia dubia* Bent. et Hook.: 1971, БИН; *Mahonia aquifolium* Nutt. : 1971, БИН. — Сем. *Ranunculaceae*, п/сем. *Helleboroideae. Actaea spicata* L. : 1968—1970, Ленинградская обл., Ю. Д. Гусев; *Caltha polypetala* Hochst.: 1970, Армения, Ущелье Цахкадзор; *Cimicifuga racemosa* (L.) Nutt.: 1971, БИН; *Coptis trifolia* (L.) Salisb. var. *groenlandica* (Oeder) Fasset : 1971, университет Торонто; *Helleborus viridis* L.: 1970, ТСХА; *H. niger* L.: 1970, ТСХА; подсем. *Ranunculoideae*, *Adonis turkestanicus* (Korsh.) Adolf: 1969, южн. склон Гиссарского хребта, А. П. Пошкурлат; *A. amurensis* Regel: 1969, Приморский край, А. П. Пошкурлат; *Clematis orientalis* L.: 1955, БИН, Пряхин; *C. paniculata* Thunb.: 1970, БИН; *Myosurus minimus* L.: 1970, ТСХА; *Ranunculus lanuginosus* L.: 1970, Ботанический сад, Бремен; *R. lingua* L.: 1970, Ботанический сад, Бремен; *Thalictrum simplex* L.: 1970, Ботанический сад, Бремен; *Hepatica nobilis* Mill.: 1970, ТСХА; 1970, Новгородская обл. окр. г. Холм, Чупов; *H. transsilvanica* Fuss.: 1970, БИН; *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng.: 1969, Якутская АССР, Оймяконский р-н, В. И. Кожанчиков; 1960, Юго-западное Приморье, долина р. Эльдуги, Пименов; 1958, Якутская АССР, южн. предгорья хребта Полоусного, А. Пакин; 1970, Главный Ботанический сад, Москва; *P. alpina* (L.) Delarbre: 1970, Ботанический сад, Аахен; *P. vernalis* (L.) Mill.: 1969, Ботанический сад университета, Льеж; 1969, Ботанический сад АН, Вакратот, Венгрия; 1969, природное местообитание, Швеция; *P. rubra* (Zam.) Delarbre: 1969, Ботанический сад, Страсбург; *P. grandis* Wend.: 1969, ТСХА, Ботанический сад университета, Будапешт; 1969, Ботанический сад АН, Вакратот, Венгрия; *P. vulgaris* Mill.: 1968, естественное местообитание, окр. Хайнлейте; 1968, естественное местообитание, окр. Рудольфштадта; *P. vulgaris* Mill. v. *gotlandica* (K. Joh.) Zamels a. Paegle: 1970, Ботанический сад, Стокгольм; *P. slavica* Reuss.: 1969, Ботанический сад, Падуя; 1969, Ботанический сад университета, Страсбург; *P. taurica* Jus.: 1970, Крымская яйла, Ю. П. Лукс; 1970, Крымская яйла, Чупов; *P. patens* (L.) Mill.: 1970, Воронежский государственный заповедник, Т. Б. Протоклитова; 1970, Башкирия; *P. flavescens* (Zucc.) Juz.: 1970, Свердловская обл., Ильменский государственный заповедник; *P. nuttaliana* (DC.) Berchtchold et Presl v. *multifida* (Pritzel) Aichele et Schwegler: 1969, остров Врангеля, В. В. Петровский; *P. albana* (Stev.) Berchtchold et Presl: 1970, Ботанический сад АН Армении, Ереван; 1970, северный берег оз. Севан, П. Гамбарян; *P. albana* v. *violacea* (Rupr.) Aichele et Schwegler: 1970, окрестности с. Казбеги, Грузия, Чупов; *P. ajanensis* Regel et Tiling: 1969, Главный ботанический сад, Москва; *Anemone nemorosa* L.: 1970, Ленинградская обл., окрестности поселка Васкелово, Чупов; 1970, Новгородская обл., окр. г. Холм, Чупов; *A. altaica* Fischer: 1971, Пермская обл. окр. ст. ж. д. Адищево, В. А. Верещагина; *A. ranunculoides* L.: 1969, Краснодарский край, окр. Майкопа, Алтухов, Чупов; 1970, Мордовская АССР, окр. г. Темникова, Мордовский гос. заповед-

---

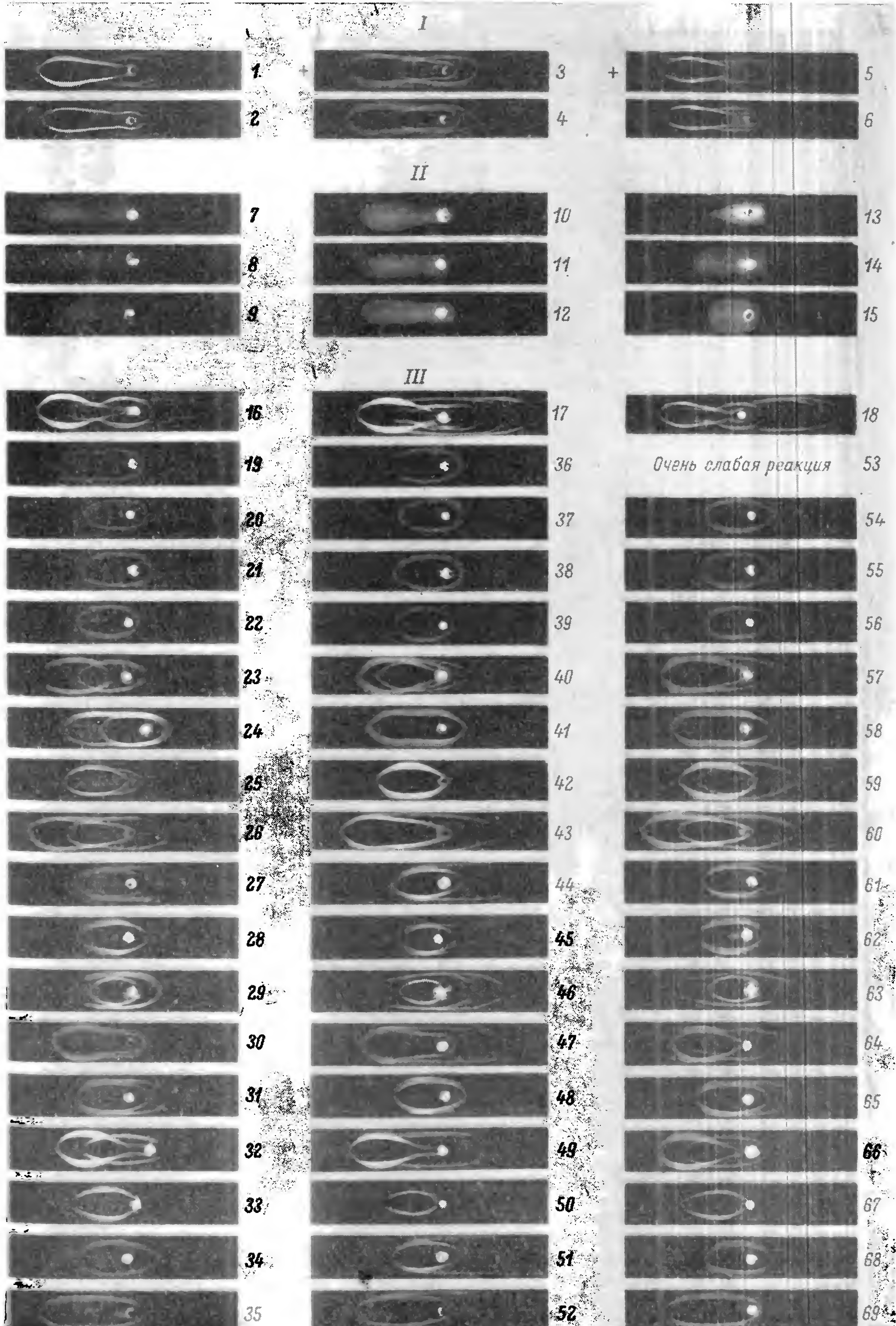
Таблица I

I. 1—6 — примеры реакций, выполненных с применением центрифугированного (*1, 3, 5*) и нецентрифугированного (*2, 4, 6*) антигена;

II. 7—15 — электрофорез запасных белков на пластинах: *7* — *Pulsatilla patens*, *8* — *P. dahurica*, *9* — *Anemone dichotoma*, *10* — *A. fasciculata*, *11* — *A. barbulata*, *12* — *Hepatica nobilis*, *13* — *Ranunculus lingua*, *14* — *Thalictrum minus*, *15* — *Berberis vulgaris*;

III. 16—69 — иммуноэлектрофореграммы реакций с различными представителями сем. *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* и *Podophillaceae*; левая колонка (*16, 19—35*) — антиген *Pulsatilla patens*; средняя колонка (*17, 36—52*) — антиген *Anemone fasciculata*; правая колонка (*18, 53—69*) — антиген *A. nemorosa*.

16—18 — гомологические реакции
19, 36, 53 — *Podophyllum hexapetalum*
20, 37, 54 — *Mahonia aquifolium*
21, 38, 55 — *Jeffersonia dubia*
22, 39, 56 — *Berberis vulgaris*
23, 40, 57 — *Helleborus viridis*
24, 41, 58 — *Helleborus niger*
25, 42, 59 — *Caltha polipetala*
26, 43, 60 — *Aquilegia flabellata*
27, 44, 61 — *Cimicifuga racemosa*
28, 45, 62 — *Coptis trifolia*
26, 46, 63 — *Actaea spicata*
30, 47, 64 — *Thalictrum simplex*
31, 48, 65 — *Adonis amurensis*
32, 49, 66 — *Clematis orientalis*



I
1
2
3
4
5
6
II
7
8
9
10
11
12
13
14
15
III
16
17
18
19
36
Очень слабая реакция
53
20
37
54
21
38
55
22
39
56
23
40
57
24
41
58
25
42
59
26
43
60
27
44
61
28
45
62
29
46
63
30
47
64
31
48
65
32
49
66
33
50
67
34
51
68
35
52
69

ник, О. Цингер; *A. blanda* Schott et Kotschy: 1969, Краснодарский край, окр. Майкопа, Алтухов, Чупов; *A. fasciculata* L.: 1970, окр. с. Казбеги, Грузинская ССР, Чупов; *A. crinita* Juz.: 1968, Мурманская обл., г. Кировск, Полярно-альпийский Ботанический сад; *A. narcissiflora* L.: 1970, естественное местообитание, Богемия; 1969, Ботанический сад, Еберсвальд; *A. barbulata* Furcz.: 1970, БИН; 1970, Ботанический сад, Хауниензис; *A. rivularis* Buch.-Ham.: 1968, Ботанический сад университета, Галле; *A. polyanthes* D. Don: 1970, БИН; *A. leveillei* Ulbr.: 1970, БИН; *A. baldensis* L.: 1970, БИН; 1970, Ботанический сад университета, Измир; *A. palmata* L.: 1970, естественное местообитание, окр. Лиссабона; 1969, Ботанический сад, Коимбра; 1969, Ботанический сад, Дижон; *A. hortensis* L.: 1969, БИН; Ботанический сад университета, Вильнюс; *A. coronarius* L.: 1970, Ботанический сад университета, Румыния; 1969, Ботанический сад, Коимбра, Португалия; *A. sylvestris* L.: 1970, Курская обл., Центрально-черноземный заповедник, Жмыхова; 1971, там же, Верещагина; *A. virginiana* L.: 1969, Ботанический сад Института ботаники АН Литовской ССР, Каунас; 1970, БИН; 1970, Висконсинский арборетум; *A. cylindrica* A. Gray: 1969, Институт ботаники, Неушатель; 1968, Ботанический сад университета, Галле; 1970, БИН; *A. multiphida* Poir.: 1970, БИН; 1971, БИН; *A. decapetala*: 1970, БИН; 1969 ТСХА.

Получение антисывороток и проведение иммуноэлектрофореза

Были получены кроличьи антисыворотки против следующих видов: *Pulsatilla patens* L. (Воронежский заповедник), *Anemone fasciculata* L. (окрестности Казбеги), *A. nemorosa* L. (Васкелово). Белки для иммунизации получали экстрагированием семян (растертых в стеклянной ступке и очищенных от оболочки плода) физиологическим раствором в течение ночи при температуре 5—7° (для облегчения снятия оболочки плода семена замачивались в течение ночи в холодной водопроводной воде). Полученный экстракт центрифугировался 40 минут при 15 тыс./об./мин., и надосадочная жидкость использовалась для иммунизации в тот же день. Концентрацию белков в экстракте определяли по Лоури. При прибавлении экстрагирующего физраствора к растираемым семенам в пропорции 25 : 1 по весу экстрагировалось 0.09 мг белка из миллиграмма семян *Anemone nemorosa*, 0.34 мг белка из миллиграмма семян *A. fasciculata* и 0.2 мг белка из миллиграмма семян *Pulsatilla patens*.

Иммунизация проводилась по следующей схеме: 1-я иммунизация — белковый экстракт из расчета 10 мг белка на кролика эмульгировался с равным объемом адъюванта Фрейнда и вводился равными дозами в мышцы обеих задних конечностей. Через 10 дней проводилась серия из трех внутривенных инъекций, следующих одна за другой через день, с введением каждый раз 5 миллиграммов белка на кролика. Через 5 дней после последней инъекции проводился пробный иммуноэлектрофорез, давший хорошие результаты. Кровь отбиралась сердечной пункцией под внутривенным нембуталовым наркозом. Плазма крови отделялась от форменных элементов, лиофильно высушивалась и хранилась в вакуум-эксикаторе над силикагелем при температуре 5—7°. Для работы готовился 10%-й раствор белков плазмы в деионизированной воде с добавлением мертиолата в пропорции 1 : 7.5 т. Иммунизация проводилась в октябре—ноябре 1970 г.

В качестве антигена при иммунизации и при постановке иммуноэлектрофореза на первых этапах работы использовался белковый экстракт, полученный указанным выше способом, однако в серийных исследованиях использовался материал, приготовленный другим способом, требующим меньшей затраты материала и времени: несколько семян, очищенных от оболочки плода, растирались в стеклянной ступке с минимальным количеством физраствора с мертиолатом до консистенции жидкой сметаны. Полученная масса набиралась в пастеровскую пипетку, вытянутую из трубочки диаметром 1.5—2 мм и оставлялась на ночь для экстракции в холодильнике. После экстракции этой массой наполнялись лунки в гелевой пластинке. Использование такого приема позволяло ограничиться 10—15 семенами типа семян рода *Pulsatilla* или двумя-тремя семенами типа семян секции *Homolocarpus* рода *Anemone* при количестве экстрагирующего физиологического раствора 0.05—0.1 млл. Естественно, что при таких условиях следует опасаться артефактов, вызванных различной концентрацией белка в разных пробах. Как показали контрольные опыты с экстрактами, полученными двумя этими способами, разница между иммуноэлектрофореграммами не носила качественного характера, а заключалась в несколько ином расположении дуг относительно траншей и в замыкании дуги *A* вокруг стартовой лунки, если оно отсутствовало в другом случае. Поскольку в принципе данная модификация иммуноэлектрофореза является сугубо качественной, а концентрационные эффекты не носили качественного характера, то оказалось возможным воспользоваться данным приемом для серийных исследований. Данный прием незаменим в тех случаях, когда приходится иметь дело с семенами мелких односемянных плодов типа *Ranunculaceae*, *Alismataceae* и пр., которые необходимо очищать от перикарпия, либо в случаях малого количества материала. Естественно, при этом необходимо воздерживаться от выводов, не адекватных точности эксперимента. В табл. рисунков I, *1—6* показаны результаты некоторых анализов, проведенных с антигенами, полученными двумя этими способами.

Электрофорез проводился в геле следующего состава: агароза (фирмы FERAK ГДР или Berange Франция) 90 мг, гидролизованный крахмал 300 мг, борат-фосфатный буфер pH 7.6—12 млл. Смесь кипятилась на водяной бане 7 минут и разливалась по 2.4 млл на стеклянные пластины размером 5×5 см. Электрофорез проводился постоянным током силой 60 ма 50—65 минут.

Реакция преципитации проводилась во влажной камере при комнатной температуре в течение 18—20 часов. После промывок и высушивания завернутых в бумагу пластинок производилась окраска в смеси красителей кумасси—тиазиновый красный с отмывкой в смеси спирт—глицерин—уксусная кислота. Кроме иммуноэлектрофореза, чтобы убедиться в наличии или отсутствии белков в случае отсутствия иммунной реакции, в тех же условиях проводился форез без применения иммунных сывороток. В этом случае в пластинах не вырезались траншеи и они сразу по окончании фореза ставились для диффузии во влажную камеру. Диффузия проходила при комнатной температуре в течение пяти часов. Дальнейшая обработка провоидлась по методике Уриэля и Грабара, описанной в работе Холла (Hall, 1959). Подобный метод фореза значительно менее чувствителен, чем иммуноэлектрофорез, и на фореграммах выявляются только белки, присутствующие в семенах в большом количестве. Фореграммы, на которые в дальнейшем будут даваться ссылки, представлены в табл. I, *7—15*.

Результаты и обсуждение

На табл. I, *16—18* представлены результаты гомологических реакций, отобранных для работы антисывороток с соответствующими антигенами. Для облегчения идентификации полос была составлена общая схема их расположения (рис. 1). Белок и соответствующую ему полосу преципи-

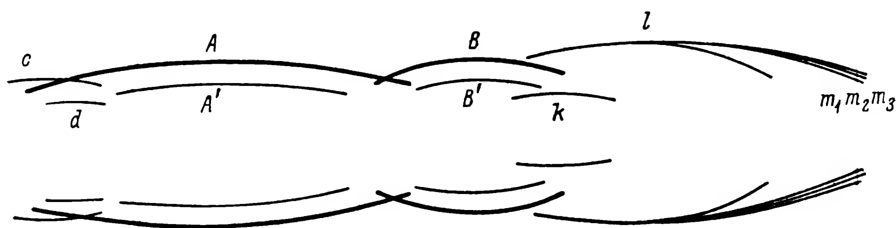


Рис. 1. Схема дуг иммуноэлектрофоретических реакций.
Объяснения в тексте.

тации мы обозначаем одной и той же буквой. Заглавными буквами *A* и *B* обозначены основные запасные белки, концентрация которых в экстрагирующем растворе максимальна. Заглавными буквами со штрихом обозначены белки с примерно той же электрофоретической подвижностью, но с меньшей скоростью диффузии, вследствие чего их полосы преципитации располагаются позади фронта распространения белков *A* и *B* соответственно. Остальные полосы обозначены строчными буквами. Из них белок *m* представлен несколькими близкими по подвижности фракциями, которые трудно дифференцировать. Мы будем рассматривать их в дальнейшем как один белок. Полосы *c*, *d*, *A'*, *B'* появляются на иммуноэлектрофореграммах эпизодически, в зависимости от трудно поддающихся контролю условий опыта, и при анализе данных использоваться будут редко.

Результаты иммуноэлектрофоретического анализа сведены в табл. 1 и 2. В табл. 1 приведены данные, касающиеся отдельных представителей некоторых родов *Ranunculaceae* и некоторых других семейств. В табл. 2 — данные, относящиеся непосредственно к видам *Anemone*, *Pulsatilla* и *Hepatica*. Интенсивность гетерологической реакции оценивается отдельно для каждой полосы по 4-балльной системе следующим образом: 3 балла — интенсивность реакции примерно такая же, как у соответствующей полосы при гомологичной реакции; 2 балла — реакция слабая, но отчетливо выраженная; 1 балл — выявляются следовые количества преципитата; «0» — полное отсутствие реакции. Данные, приведенные в табл. 1, иллюстрированы фотографиями пластин с результатами электрофореза (табл. рис. I, *7—15*, и иммуноэлектрофореза (*16—114*). Как следует из данных электрофореза, значительные количества белка присутствуют в экстрактах, полученных из семян всех исследованных видов, за исключением *Nuphar luteum*, в экстракте которой концентрация белка, по-видимому, ниже разрешающей способности применяемого метода. У большинства растений сем. *Ranunculaceae* и *Berberidaceae* запасные белки семян

ТАБЛИЦА 1

Результаты иммуноэлектрофореза запасных белков семян некоторых видов сем. *Ranunculaceae* и отдельных представителей других семейств

Объект	Антисыворотка против *Pulsatilla patens*				Антисыворотка против *Anemone fasciculata*				Антисыворотка против *Anemone nemorosa*		
	l	*k*	*B*	*A*	*m*	*l*	*B*	*A*	*m*	*B*	*A*
Сем. *Annonaceae*											
Asimina triloba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nymphaeaceae											
Nuphar luteum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alismataceae											
Alisma plantago-aquatica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hydrophillaceae											
Hydrophillum virginianum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Paeoniaceae											
Paeonia suffruticosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P. anomala	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Berberidaceae											
Berberis vulgaris	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2
B. amurensis	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	2
Jeffersonia dubia	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2
Mahonia aquifolium	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2
Podophyllaceae											
Podophyllum peltatum	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	1
P. emodii	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	2
Ranunculaceae											
Подсем. *Helleboroidae*											
Eranthis hiemalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Helleborus viridis	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
H. niger	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
Caltha polypetala	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
Aquilegia flabellata	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
Cimicifuga racemosa	0	0	2	2	0	3	2	3	0	2	3
Coptis trifolia var. *groenlandica*	0	0	3	3	0	0	3	3	0	3	3
Actaea spicata	0	0	3	3	0	2	2	2	0	2	2
Thalictrum simplex	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
Подсем. *Ranunculoideae*											
Adonis turkestanicus	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
A. amurensis	0	0	2	2	0	0	2	2	0	2	2
Clematis orientalis	0	0	2	3	0	0	2	2	0	2	2
C. paniculata	0	0	1	2	0	0	2	3	0	2	2
Myosurus minimus	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3
Ranunculus lanuginosus	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2
R. lingua	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2

ТАБЛИЦА 2

Результаты иммуноэлектрофореза запасных белков семян видов *Anemone*, *Pulsatilla* и *Hepatica*

Объект	Антисыворотка против *Pulsatilla patens*				Антисыворотка против *Anemone fasciculata*				Антисыворотка против *Anemone nemorosa*			Число исследов. популяций
	l	*k*	*B*	*A*	*m*	*l*	*B*	*A*	*m*	*B*	*A*	
Род ***Pulsatilla***												
Секц. *Semicampanaria*												
P. dahurica . .	0	0	1	3	2	0	1	3	0	1	3	4
Секц. *Preonanthus*												
P. alpina .	0	3	3	3	0	2	2	3	0	2	3	2
Секц. *Pulsatilla*												
P. vernalis .	0	3	3	3	2	2	2	0	0	2	3	3
P. rubra .	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	1
P. grandis	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	2
P. slavica	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	2
P. taurica	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	2
P. vulgaris	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	4
P. patens . .	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	2
P. flavescens	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	1
P. multifida	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	1
P. albana	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	2
P. violacea .	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	1
P. ajanensis	0	3	3	3	2	2	2	3	0	2	3	1
Anemone												
Секц. *Anemonanthea*												
A. nemorosa .	2	0	2	3	2	2	2	3	3	3	3	2
A. altaica . . .	2	0	2	3	2	2	2	2	3	3	3	1
A. ranunculoides	0	0	2	3	0	2	2	3	3	3	3	3
A. blanda	0	0	2	3	2	2	2	3	3	3	3	2
A. trifolia . .	0	0	3	3	0	2	2	3	3	3	3	1
Секц. *Omalocarpus*												
A. fasciculata .	0	0	2	3	3	3	3	3	0	2	3	2
A. narcissiflora	0	0	2	3	3	3	3	3	0	2	3	2
A. crinita . . .	0	0	2	3	3	3	3	3	0	2	3	1
Секц. *Rivularidium*												
A. barbulata .	0	3	3	3	0	2	1	3	0	2	3	2
A. polyanthes .	0	3	3	3	0	2	1	3	0	2	3	1
A. rivularis .	0	3	3	3	0	2	1	3	0	2	3	1
A. leveillei .	0	3	3	3	0	2	1	3	0	2	3	1
Секц. *Anemone* (=*Eriocephalus*)												
A. baldensis .	2	0	2	2	1	0	2	3	3	3	3	3
A. palmata .	3	0	1	2	3	0	3	2	3	3	3	2
A. hortensis .	0	2	2	2	3	0	2	2	3	3	3	2
A. coronaria	2	0	2	2	3	0	2	2	3	3	3	1
A. silvestris .	0	2	2	2	2	0	2	2	3	3	3	3
A. virginiana .	0	2	2	2	2	0	2	2	3	3	3	3
A. cylindrica .	2	0	2	2	2	0	2	2	3	3	3	2
A. multifida .	2	0	2	2	2	0	2	2	3	3	3	2
A. decapetala . .												
Секц. *Anemonidium*	0	0	1	3	0	0	1	3	0	1	2	2
A. dichotoma .												
Hepatica												
H. nobilis	0	0	3	3	2	0	2	3	0	3	3	2
H. transsilvanica	0	0	3	3	0	2	2	3	0	3	3	1

представлены двумя основными фракциями — более отрицательно заряженной, сдвигающейся к аноду фракцией *A*, и более или менее нейтральной или несколько сдвигающейся к катоду (в данных условиях) фракцией *B*. У исследованных растений родов *Ranunculus* и *Myosurus* запасные белки представлены одной фракцией, которую методом истощения антисывороток удалось идентифицировать с белком *A*. При иммуноэлектрофорезе ни одна из антисывороток не выявляет гомологичных антигенов у изучавшихся видов *Annonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Alismataceae* и *Paeoniaceae*. Белковые экстракты из семян исследованных видов *Berberidaceae* (включая *Podophyllaceae*) содержат белок, довольно близкий по иммунологическим свойствам к белку *A* (идентифицировано с помощью истощения антисыворотки). Среди *Ranunculaceae* совсем не дает реакции на гомологичные антигены *Eranthis hiemalis*. Чрезвычайно малое иммунологическое сходство белков семян *Eranthis* с белками других представителей сем. *Ranunculaceae* обнаружил также Енсен (Jensen, 1968 г.), работая нефелометрическим методом. Остальные *Ranunculaceae* дают достаточно четкие реакции белков типа *A* и *B* или в случае отсутствия белка *B* (*Ranunculus*, *Myosurus*) — только белка *A*. У видов *Cimicifuga racemosa* и *Actaea spicata* антисыворотка против *Anemone fasciculata* открывает еще белок *l*. Следует также отметить, что в белковом экстракте семян *Coptis trifolia* v. *groenlandica* 2 выявляемых белка имеют очень близкую электрофоретическую и диффузионную подвижность, так что их полосы преципитации располагаются очень близко одна к другой.

Переходя к данным по анализу видов *Anemone*, *Hepatica* и *Pulsatilla* (табл. 2), будем рассматривать результаты, полученные при тестировании исследуемого материала, каждой из имеющихся антисывороток в отдельности.

Антисыворотка, полученная против антигенов *Pulsatilla patens*, дает со всеми исследованными видами рода *Pulsatilla* однотипную реакцию (*70—72*), качественно не отличающуюся от гомологичной. Некоторое исключение представляет собой *P. dahurica* (исследовано 4 популяции), у которой при нормально выраженной дуге *A* дуги *B* и *l* выражены очень слабо (*72*). Электрофорез (*8*) показывает, что это обусловлено очень малой концентрацией этих белков.

Качественно не отличающуюся от гомологичной реакции дают все 4 исследованных вида секции *Rivularidium* (*73—74*), несколько иное расположение дуги *A'* можно, по-видимому, отнести за счет концентрационного эффекта.

С белковыми экстрактами всех видов секции *Anemonanteae* антисыворотка против *Pulsatilla patens* дает хорошо выраженные дуги *A* и *B*, а с видами *Anemone nemorosa* и *A. ranunculoides* — еще и дугу *l*. При реакции с видами секции *Omalocarpus* хорошо выявляется дуга *A* и слабо дуга *B* (*75—76*). Со всеми видами секции *Anemone* (=*Eriocephalus*) хорошо выявляется дуга *A*, дуга *B* выявляется слабо, но зато отчетливо выявляется дуга *l*, обычно не выявляющаяся даже при гомологической (!) реакции, что, по-видимому, связано с большей концентрацией белка *l* у представителей данной секции.

У двух исследованных представителей рода *Hepatica* хорошо выявляются дуги *A*, *B* и *c*.

Антисыворотка, полученная против антигенов *Anemone fasciculata*, дает реакцию, подобную гомологической реакции со всеми остальными видами секции *Omalocarpus*, выявляя дуги *A*, *B*, *k*, *l* и *m* (*90—91*).

В гетерологической реакции с представителями рода *Pulsatilla* хорошо выявляется дуга *A*, значительно хуже *B* и довольно отчетливо дуги *l* и *m* (*85—87*). Как и в первом случае, очень слабо выражены дуги *B* и *k* у *Pulsatilla dahurica* (*87*).

В реакции с представителями секции *Rivularidium* выявляются дуги *A* и *l*. На месте дуги *B* выявляются только следовые количества преципитата (*88—89*).

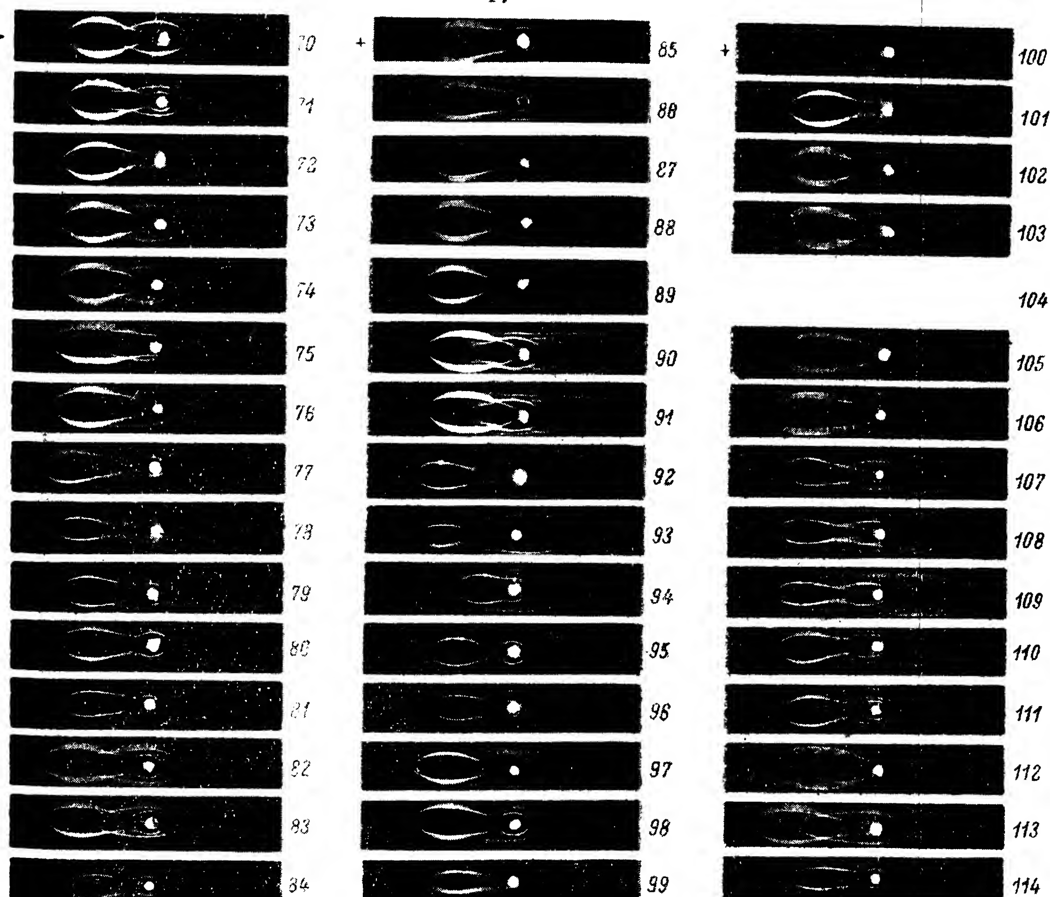


Таблица II

IV. *70—114* — иммуноэлектрофореграммы реакций различных видов *Anemone*, *Pulsatilla*, *Hepatica*.

70,85,100 — *Pulsatilla patens*
71,86,101 — *P. slavica*
72,87,102 — *P. dahurica*
73,88,103 — *Anemone barbulata*
74,89,104 — *A. polyanthes*
75,90,105 — *A. fasciculata*
76,91,106 — *A. crinita*
77,92,107 — *A. nemorosa*
78,93,108 — *A. altaica*
79,94,109 — *A. ranunculoides*
80,95,110 — *A. sylvestris*
81,96,111 — *A. cylindrica*
82,97,112 — *Hepatica nobilis*
83,98,113 — *H. transsilvanica*
84,99,114 — *Anemone dichotoma*

В реакции с видами секции *Anemonanthea* хорошо выявляется дуга *A* и значительно хуже дуги *m*, *l* и *B* (*92—94*).

В реакции с видами секции *Anemone* выявляются дуги *A*, *B* и *m* (*95—96*).

У видов *Hepatica* выявляются дуги *A*, *B* и очень слабо дуга *l* (*97—98*).

Антисыворотка, полученная против *Anemone nemorosa* со всеми исследованными представителями секций *Anemone* и *Anemonanthea*, дает реакцию, качественно не отличимую от гомологической (100—114).

С растениями секции *Omalocarpus* выявляются дуги *A* и *B* и очень слабо *c* и *d* (105—106).

С видами секции *Rivularidium* выявляются дуги *A*, *B* и *l* (*103—104*).

В реакции с видами *Pulsatilla* выявляются дуги *A* и *B*, слабо *c* и *l* (*101—102*).

В реакции с видами *Hepatica* выявляются дуги *A* и *B* (*112—113*).

Представители секции *Anemonidium* рода *Anemone* со всеми тремя антисыворотками дают однотипную реакцию, выявляя наличие белка *A* с несколько измененной диффузионной подвижностью, и следовые количества преципитата белка *B* (*84*, *99*, *114*).

Изложенные выше результаты можно интерпретировать следующим образом: иммунологическое соответствие белков исследованных представителей семейств, отстоящих от *Ranunculaceae* в систематическом отношении дальше, чем *Berberidaceae* и *Podophyllaceae*, не выявляется. Наиболее близко к трибе *Anemoneae* сем. *Ranunculaceae* по белковым признакам стоят растения сем. *Berberidaceae* (включая *Podophyllaceae*), что подтверждает систематическую близость этих трех семейств. Отсутствие иммунологической реакции с белками рода *Paeonia* подтверждает его удаленность от сем. *Ranunculaceae* и не противоречит выделению его в отдельное семейство (Hutchinson, 1969) или даже порядок (Nakai, 1949; Тахтаджян, 1966).

Исследованные виды *Hepatica*, *Pulsatilla* и *Anemone*, за исключением секции *Anemonidium* рода *Anemone*, по иммунологическим свойствам запасных белков семян более близки друг к другу, чем к каким-либо другим растениям сем. *Ranunculaceae*. Виды указанных родов отличаются друг от друга не больше, чем отличаются друг от друга виды отдельных секций рода *Anemone* s. str. Внутри данной группы таксонов наиболее близки между собой виды *Pulsatilla* и виды секции *Rivularidium* рода *Anemone*, а также виды секций *Anemone* и *Anemonanthea* рода *Anemone*. Виды секции *Omalocarpus* занимают между ними промежуточное положени, находясь несколько ближе ко второй группе. Виды *Hepatica* имеют примерно одинаковую степень близости ко всем трем вышеперечисленным группам. Виды секции *Anemonidium*, если только наши данные не искажены какими-либо маскирующими или денатурирующими белки агентами, чрезвычайно далеко отстоят от других представителей рода *Anemone*.

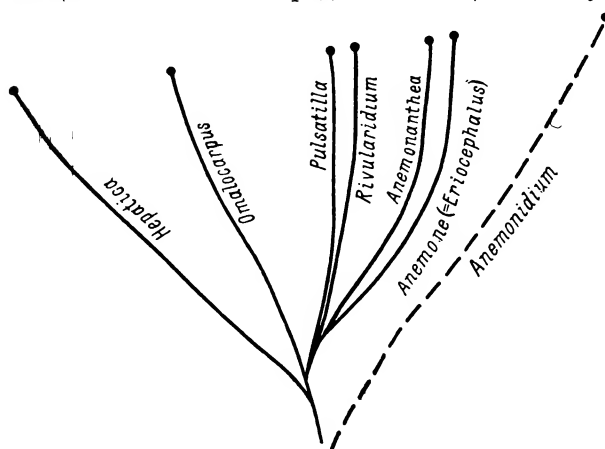


Рис. 2. Схема возможного родства таксонов, предложенная на основе иммуноэлектофоретического исследования запасных белков семян.

На рис. 2 представлена схема возможного родства таксонов родов *Anemone*, *Hepatica* и *Pulsatilla*, построенная нами на основе серологических данных.

Выводы

1. Применяемая методика иммуноэлектрофореза в исследуемой группе растений дает значимые результаты в диапазоне таксонов от секции до семейства или группы близких семейств.

2. Исследованные роды сем. *Ranunculaceae* характеризуются определенной степенью иммунологической гомологичности основных запасных белков семян.

3. Наиболее близким по этому признаку к сем. *Ranunculaceae* является сем. *Berberidaceae* (включая *Podophyllaceae*).

4. Не дают иммунологической реакции на гомологичные антигены с использованными антисыворотками виды *Eranthis*.

5. Большинство исследованных растений сем. *Ranunculaceae* имеет в семенах по 2 основных запасных белка. Исследованные виды *Ranunculus* и *Myosurus*, а также один вид *Pulsatilla* — *P. dahurica* — имеют в семенах по одному запасному белку.

6. Иммунологические исследования подтверждают естественность выделенных на основании морфологических признаков таксонов внутри рода *Anemone* s. l.

7. В пределах изученной группы секций родов *Anemone*, *Pulsatilla* и *Hepatica* по иммунологическим свойствам запасных белков семян наиболее близки между собой виды секций *Anemone* и *Anemonanthea* рода *Anemone*, а также виды секции *Rivularidium* рода *Anemone* и вид рода *Pulsatilla*.

В заключение автор приносит глубокую благодарность И. Клоз и Е. Клозовой за ценные указания в процессе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Кемулария-Натадзе Л. М. (1963). К вопросу об объеме семейства лютиковых. Заметки по систематике Тбилисского ботанического института. — Павлов А. И., Т. И. Колесник, В. Н. Сафонов. (1968). Исследование при помощи электрофореза влияния азотистых удобрений на состав глиадина пшеницы. Агробиология, 4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Хамид Г. М., В. И. Сафонов, Б. П. Плешаков. (1967). Состав и свойства белкового комплекса зерна пшеницы в зависимости от условий выращивания. Сельско-хоз. биология, 11, 1. — Daussant J., N. I. Neucere, L. Yatsu. (1969). Immunological studies on *Arahis hypogaea* Proteins with Particular Reference to the Reservee Proteins. I. Plant physiology, 44, 4. — Ghetie U. (1966). Evolution of Protein charactérs in ontogenesis of Higer Plants. В кн.: Symposium on the mutational process. — Grabar P. a. C. A. Williams. (1952). Methode, permettante l'etude conjuge des proprietés electrophoretiques et immunochimiques d'un melange de proteins. Appliquê on serum sanguin. Bioch. Biophys. Acta, 10. — Hall O. (1959). Immuno-electrophoretic analyses of allopolyploid Ryewheat and its parental species. Hereditas, 45, 4. — Hutchinson J. (1969). Evolution and Phylogeny of Flowering Plants.—Kloz. I. (1962). An investigation of the proteincharacters of four *Phaseolus* species with special reference to the question of their phylogenesis. Biologia plantarum, 4 (2). — Kloz. I. (1966). Protein characters and their genesis in lower taxons. В кн.: Symposium on the mutational process. — Klozova E. (1966). Interrelations among several asiatic species on the genus *Phaseolus* studied by immunochemical methods. В кн.: Symposium on the mutational process. — Nakai T. (1949). Classes, ordines, familiae, subfamiliae, tribus, genera nova quae attinent ad plantas Koreanas. J. Jap. Bot., 24 : 8—14. — Simola L. K. (1969). A serological comparison of the seed proteins of the genus *Lathyrus* and certain other genera of the *Papilionaceae*. Flora, 158, 6. — Vaughan J. G. a. A. Waite. (1967). Comparative Electrophoretic studies of the seed proteins of certain species of *Brassica* and *Sinapis*. J. Exp. Bot., 18, 54.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VII 1972).

SUMMARY

The method of immuno-electrophoresis has been used in analysis of storage proteins of the seeds of 38 species from the genera *Anemone*, *Pulsatilla*, *Hepatica*, as well as separate representatives of other genera from the family *Rannunculaceae* and allied families. Antisera obtained against *Pulsatilla patens*, *Anemone fasciculata* and *A. nemorosa* have been used.

The identity of immuno-electrophoretic reactions within sections has been established, with the exception of *Pulsatilla dahurica*, in the protein spectrum of which the protein is absent, the abcence of which is characteristic for investigated representatives of genera *Ranunculus* and *Myosurus*. The immunological methods confirm the natural nearness of sections of genera *Anemone* and *Pulsatilla* and *Hepatica*.

Only the representatives of the section *Anemonidium* differ greatly. Within the group with studied immunological properties of seed storage proteins the representatives of sections *Anemone* and *Anemonantheae* (genus *Anemone*), as well as the section *Rivularidium* (genus *Anemone*) and representatives of the genus *Pulsatilla* are most closely related.

УДК 632.111.5 : [581.46+581.47] : 582.542.1

Т. С. Николаевская

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОЗКОВ НА РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ *DACTYLIS GLOMERATA* L.

С 5 рисунками

T. S. NIKOLAYEVSKAYA. THE INFLUENCE OF FROSTS ON THE REPRODUCTIVE ORGANS OF *DACTYLIS GLOMERATA* L.

Опыты и наблюдения над влиянием заморозков на репродуктивные органы проведены в период цветения *Dactylis glomerata* L. в вегетационных условиях. Изучены анатомо-морфологические особенности строения цветковой чешуи, лодикул, андроцея, гинецея и зерновки у растений, выращенных без влияния заморозков и при действии заморозков интенсивностью —3 и —6° в период массового цветения; выяснены структурные изменения этих органов в процессе их дальнейшего развития вплоть до полного созревания зерновок. Установлено, что на формирование и развитие зерновки ежи сборной и на ее жизнеспособность влияет степень повреждения частей и тканей цветка при прямом действии заморозков, а также сказывается косвенное их воздействие, так как при этом повреждаются вегетативные органы и нарушаются физиологические процессы в растениях.

Из многочисленных факторов среды, оказывающих отрицательное влияние на развитие растений, заморозки являются наиболее характерными для природных условий Севера и Северо-Запада СССР (Гольцберг, 1961; Романов, 1961). Установлено, что заморозки в период активных ростовых процессов наносят большой ущерб растениям, повреждая отдельные органы и ткани, снижая интенсивность физиологических процессов, замедляя развитие, а следовательно, уменьшая их продуктивность (Molisch, 1897; Степанов, 1946; Максимов, 1952; Коровин, 1966; Hantor a. Webster, 1967; Дроздов, 1971; Scott, 1971). Исследования показали, что сильно подвержены влиянию заморозков кормовые злаки: лисохвост луговой, ежа сборная, овсяница луговая и др. (Корякина, 1964; Дроздов, 1971; Холопцева, 1971).

Многими исследователями показано, что устойчивость растений к заморозкам значительно снижается в период цветения и молочной спелости зерна, в период формирования одноклеточной пыльцы и на ранних фазах эмбриогенеза. Репродуктивные органы, по данным ряда исследователей, повреждаются в большей степени, чем вегетативные (Таранец, 1960; Петрова и Дроздов, 1963; Метлякова, 1970; Дроздов, 1971). Однако обстоятельных работ по действию заморозков на репродуктивные органы растений имеется немного; таких исследований по кормовым злакам нами не обнаружено. Ежа сборная (в дальнейшем тексте сокращенно — ежа) является высокопродуктивным кормовым растением и вполне может стать ценным компонентом травосмесей. Размножается ежа семенами, и получение высоких урожаев семян — серьезная задача семеноводства кормовых растений.

Изучение строения и развития репродуктивных органов ежи, выращенной в нормальных условиях и при действии заморозков, имеет большое значение, так как позволит выяснить оптимальные условия, необходимые для получения более высоких ее урожаев.

Задача настоящей работы — проведение сравнительного анатомического и морфологического исследований репродуктивных органов ежи, выращенной в нормальных условиях и при воздействии заморозков интенсивностью —3 и —6° в период массового цветения, а также выяснение структурных изменений этих органов в процессе их дальнейшего развития до полного созреваниия зерновки.

Материал и методика исследования

Для разрешения поставленной задачи проводился вегетационный опыт на агробиологической базе Института биологии Карельского филиала АН СССР в вегетационные сезоны 1970 и 1971 гг. В опыте использовались семена ежи сорта «Ленинградская», репродукции 1968 г., полученные из Северо-западного научно-исследовательского института сельского хозяйства. Искусственные заморозки интенсивностью —3 и —6° и продолжительностью от 3.5 до 5 часов создавались в камерах, охлаждавшихся с помощью фреоновой холодильной установки в ночное время суток, 1 раз в период массового цветения растений.

Исследования строения соцветия, колосков, цветка и его частей производились утром, сразу после заморозка, и через каждые последующие 5 дней до полного формирования зерновки. Для анализа был взят колосок из средней части метелки, находящийся на третьей веточке второго порядка. В каждом колоске изучались первый и второй цветки, которые, как правило, достигают к периоду цветения наиболее полного развития (Петрова, Николаевская, 1972). О степени повреждения отдельных органов и тканей цветка судили по внешним морфологическим признакам.

Собранный материал фиксировался в формоло-уксусной смеси. Срезы, толщиною 13—15 мк, приготовлялись на микротоме и окрашивались карболовым фуксином и пикроиндигокармином по методу Е. С. Аксенова (1967). Постоянные препараты изготовлялись по обычной цитологической методике. Наряду с этим проводилось прижизненное микроскопирование тканей и клеток цветка в водной среде с использованием иммерсионного объектива (Александров, 1955). Микрофотографии изготовлялись с помощью фотонасадки и микроскопа МБИ-II. Жизнеспособность пыльцы определялась методом окраски ацетокармином (Поддубная-Арнольди, 1938).

Результаты исследования

Соцветие ежи представляет собой однобокую, сложноразветвленную метелку рацемозно-цимозного типа (Петрова, Николаевская, 1972). В ней насчитывается до 6 порядков осей, которые заканчиваются колосками. Колосок ежи — открытого типа, в нем от 3 до 7 цветков. Цветок имеет 2 цветковые чешуи — нижнюю и верхнюю, 2 хорошо развитые лодикулы, 3 тычинки, завязь с двухлопастным рыльцем и одной семяпочкой анатропного типа.

В обычных условиях соцветие ежи при развитии меняет свои очертания. В период выметывания метелка сжатая, к моменту цветения она становится раскидистой, а к периоду созревания зерновок вновь сжимается. Как показали наши исследования, заморозки—3 и —6° не влияют на изменение очертаний метелки.

Окраска соцветия у контрольных растений ко времени созревания зерновок, т. е. через 30 дней, постепенно изменяется от зеленой до желто-серой. При заморозке —3° уже через 20 дней начинается изменение окраски соцветий от зеленой до желтой, а при заморозке —6° окраска соцветия меняется очень быстро, и через 10—15 дней соцветие приобретает темно-желтый цвет.

Различные части цветка — цветковые чешуи, лодикулы, тычинки, пестики — по-разному реагируют на заморозки, данные в период цветения, и повреждаются не в одинаковой степени.

Цветковые чешуи. Наши исследования, а также наблюдения В. Ф. Корякиной и Н. В. Шиловой (1962) показали, что у растений ежи верхняя и нижняя цветковые чешуи в период цветения достигают полного развития. Они имеют хорошо выраженные наружный и внутренний эпидермис, мезофилл, склеренхиму, проводящие пучки (рис. 1, *А*).

Клетки наружного эпидермиса обеих чешуй небольших размеров, имеют утолщенные оболочки и хорошо развитую кутикулу. При дальнейшем развитии в цветковых чешуях происходит постепенное утолщение оболочек эпидермальных клеток. К фазе восковой спелости (через 30 дней после цве-

тения) полости клеток представлены лишь небольшими просветами (рис. 1, *Г*). В оболочках клеток эпидермиса располагается большое количество простых пор. С их помощью клетки эпидермиса сообщаются с нижележащей склеренхимной тканью, образуя вместе с ней единую гидроцитную систему, регулирующую водоснабжение цветка, как и у других злаков (Петрова, 1958; Сыбанбеков, 1965). Среди клеток эпидермиса можно выделить парные клетки и окремнелые бугорки. Кроме того, имеется значительное коли-

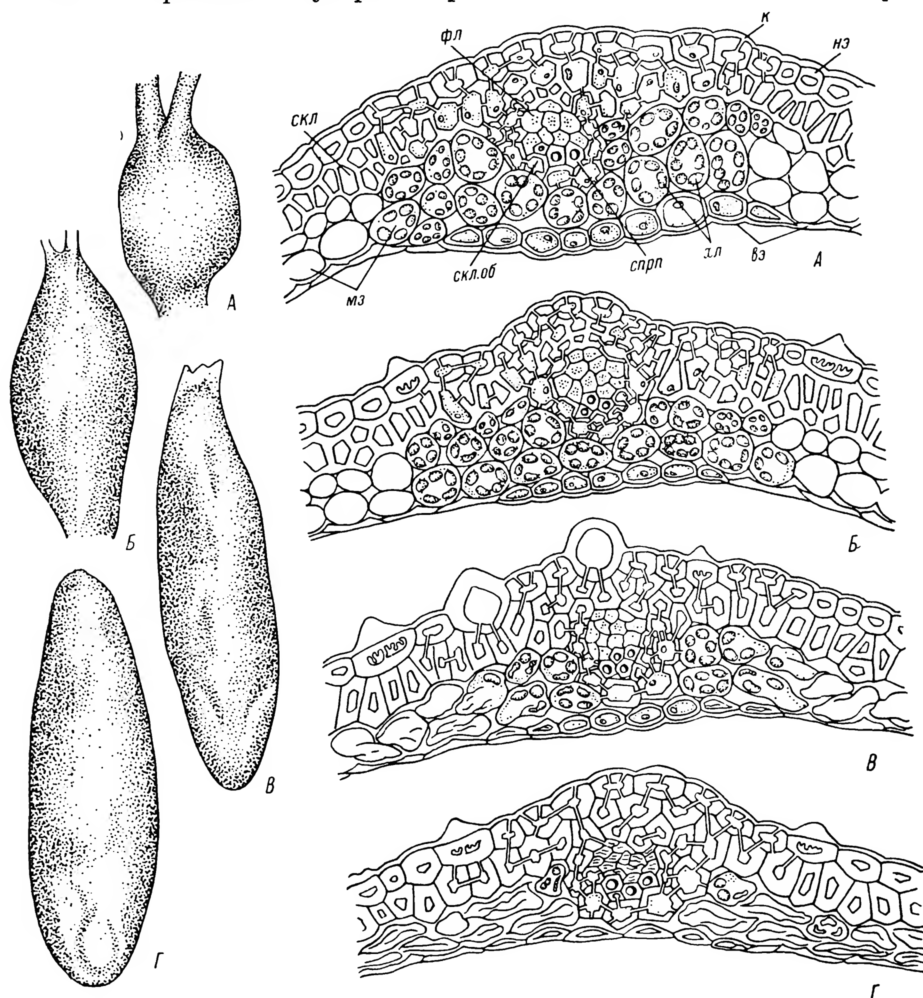


Рис. 1. Поперечные срезы наружной цветковой чешуи и внешний вид завязи и зерновки *Dactylis glomerata* в контроле — в фазе цветения (*А*), через 10 дней (*Б*), через 20 дней (*В*) и через 30 дней после цветения (*Г*).

нэ — наружный эпидермис; *вэ* — внутренний эпидермис; *к* — кутикула; *скл* — склеренхима; *мз* — мезофилл; *хл* — хлоропласты; *скл. об* — склеренхимная обкладка; *фл* — флоэма; *спрп* — сосуды проводящего пучка.

чество простых одноклеточных, длинных и более коротких волосков. Все они расположены в основном по килю и краям цветковых чешуй и сохраняются до полного созревания зерновки. Внутренний эпидермис у обоих цветковых чешуй к моменту цветения сохраняется лишь под проводящими пучками (рис. 1), клетки его имеют тонкие оболочки и покрыты кутикулой. Среди клеток внутреннего эпидермиса располагаются устьица. Опушение на внутреннем эпидермисе отсутствует, через 30—35 дней клетки его отмирают (рис. 1, *Г*).

Под наружным эпидермисом цветковых чешуй сплошным тяжем располагается склеренхимная ткань. Она состоит из одного ряда клеток, а около проводящих пучков — из 2—3 рядов. Клетки склеренхимы довольно крупные, с толстыми одревесневшими оболочками, пронизанными

порами. В цветковых чешуях эти клетки, кроме гидроцитной функции, выполняют также роль механических элементов и сохраняются до полного созревания зерновок. Как и в наружном эпидермисе, в оболочках клеток склеренхимы возникают вторичные утолщения за счет содержимого клеток. Через 30 дней, к моменту восковой спелости зерновки, оболочки клеток становятся настолько толстыми, что занимают почти всю ее полость (рис. 1, *Г*).

Мезофилл цветковых чешуй представлен крупными, округлыми клетками, которые имеют тонкие оболочки. Межклетники хорошо выражены. Цитоплазма клеток сильно вакуолизована, ядра крупные, продолговатые. Многочисленные хлоропласты имеют довольно большие размеры и располагаются вдоль оболочек в тяжах цитоплазмы. В обеих чешуях мезофилл находится главным образом в области проводящих пучков (рис. 1). Система проводящих пучков развита у цветковых чешуй неодинаково. Верхняя цветковая чешуя, как и у большинства злаков, имеет 2 проводящих пучка, расположенных в углах складок; нижняя имеет один хорошо развитый пучок в центральной части чешуи вдоль киля и 4 мелких пучка, расположенных в пленчатых краях; все пучки коллатерального типа. Флоэма представлена ситовидными клетками и клетками-спутниками. Ксилема состоит из 3—4 сосудов и выражена слабее флоэмной части пучка. Со стороны ксилемной части проводящих пучков располагаются крупные клетки склеренхимной обкладки с многочисленными порами в оболочках.

По мере формирования зерновки происходят некоторые структурные изменения в тканях цветковых чешуй. Как мы уже упоминали выше, изменяется окраска чешуй от зеленой до желто-серой, утолщаются оболочки клеток наружного эпидермиса, склеренхимы и клеток обкладки, постепенно отмирают клетки внутреннего эпидермиса и клетки мезофилла, выполняющие важную функцию ассимиляции. Заметные структурные изменения в них наступают лишь через 25 дней после цветения, что совпадает с началом восковой спелости зерновок ежи (рис. 1, *В—Г*). При этом содержимое клеток мезофилла отмирает полностью, оболочки ссыхаются, т. е. происходит полная облитерация почти всех клеток. Отдельные клетки ассимиляционной ткани тем не менее остаются жизнедеятельными, сохраняя зеленые пластиды. Тот факт, что ассимиляционная ткань в цветковых чешуях сохраняется до момента восковой спелости зерновок, говорит о важной роли цветковых чешуй, осуществляющих накопление питательных веществ в период роста завязи, формирования зародыша и эндосперма. Как показали исследования ряда авторов (Петрова, 1958; Сыбанбеков, 1965, и др.), у злаков в период налива зерновки цветковые чешуи играют более важную роль по сравнению с листьями, у которых к этому периоду фотосинтетическая активность уменьшается.

Отмеченные нами структурные изменения наружного эпидермиса, склеренхимы и мезофилла цветковых чешуй в период от цветения до восковой спелости зерновки подтверждают также и тот факт, что происходит смена функций — снижается ассимиляционная и усиливается защитная роль цветковых чешуй.

После заморозка —3° пожелтение цветковых чешуй начинается уже через 20 дней, т. е. на 10 дней раньше, чем в контроле. После заморозка —6° этот процесс идет особенно быстро и уже через 10—15 дней они приобретают желто-бурую окраску. Изменение окраски чешуй связано с разрушением хлорофилла в пластидах клеток. У контрольных растений оно обусловлено естественным старением клеток мезофилла, у опытных — отрицательным воздействием заморозков —3 и —6° на клетки мезофилла и другие ткани цветковых чешуй. С. В. Кушниренко и Р. С. Морозова (1963) указывают, что хлоропласты у незакаленных растений повреждаются даже низкими положительными температурами. Это нарушение, по мнению авторов, вызвано ослаблением связей хлорофилла с белково-липоидным комплексом пластид, что, вероятно, происходит и в пластидах клеток мезофилла цветковых чешуй ежи.

Клетки наружного эпидермиса и склеренхима сразу после заморозка —3° совершенно не изменяются (рис. 2, *А*, *а*). В дальнейшем их развитие идет почти так же, как и в контроле. Клетки внутреннего эпидермиса и мезофилла повреждаются сильнее других тканей. Сразу после заморозка и через 10 дней в клетках внутреннего эпидермиса нет заметных изменений, но через 20—25 дней происходит быстрое разрушение и отмирание содержимого клеток (рис. 2, *А*, *б*, *в*). В то же время у контрольных растений

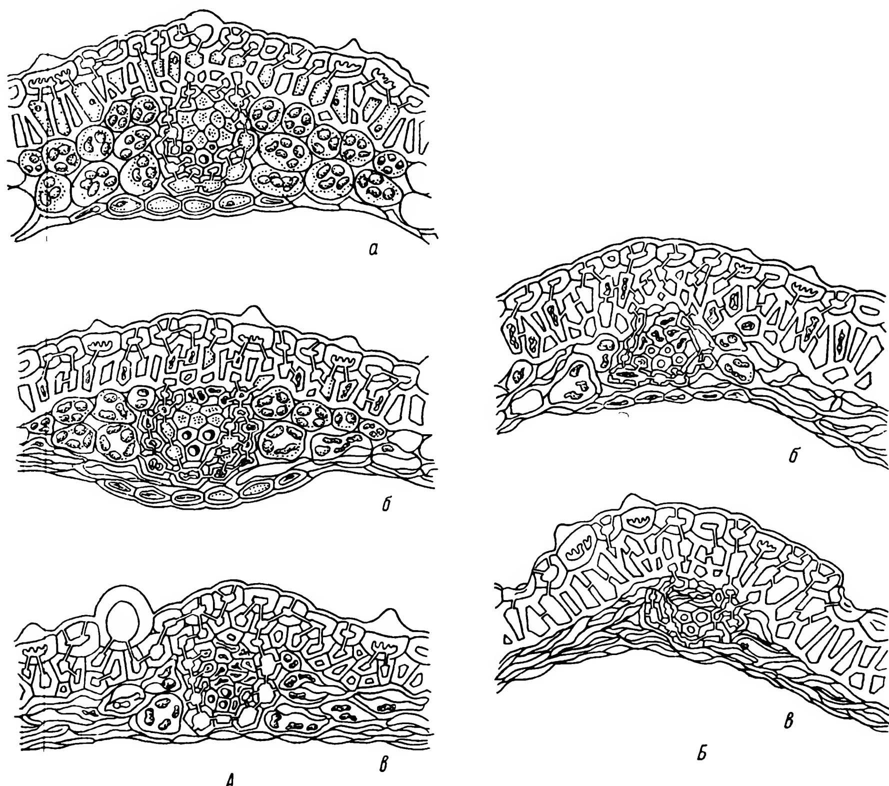


Рис. 2. Поперечные срезы наружной цветковой чешуи *Dactylis glomerata* после заморозков —3° (*А*) и —6° (*Б*).

а — сразу после заморозка; *б* — через 10 дней; *в* — через 20 дней.

клетки внутреннего эпидермиса сохраняются до полной спелости зерновок. В клетках мезофилла сразу после заморозка наблюдается слабый плазмолиз, а затем через 10 дней начинается их разрушение (рис. 2, *А*). Через 20 дней клетки мезофилла полностью отмирают. На волоски, расположенные на наружном эпидермисе цветковых чешуй, заморозок —3° не оказывает отрицательного действия. Они сохраняются так же, как у контрольных растений, до полной спелости зерновки.

Заморозок —6° действует на ткани цветковых чешуй более губительно. Сразу после заморозка отмирают простые длинные волоски. Неповрежденными остаются одноклеточные более короткие волоски, имеющие толстые оболочки. Окремнелые бугорки также не претерпевают никаких изменений. В наружном эпидермисе мы наблюдали частичное разрушение отдельных клеток вместе с оболочками лишь через 20 дней после заморозка —6° (рис. 2, *Б*, *в*). В склеренхимной ткани заморозки —6° сильно повреждают цитоплазму, в результате чего через 10 дней содержимое клеток отмирает и утолщения оболочек, наблюдавшегося у контрольных растений, не происходит (рис. 2, *Б*, *б*, *в*). Клетки мезофилла более чувствительны к морозу. Уже через 10 дней после заморозка —6° они разрушаются, так же, как и клетки внутреннего эпидермиса. В проводящем пучке более всего повреждаются клетки флоэмы и обкладки, и уже через 10 дней они полностью разрушаются (рис. 2, *Б*).

Таким образом, при заморозках у цветковых чешуй особенно сильно повреждаются ткани мезофилла, внутреннего эпидермиса, флоэмы и обкладки проводящего пучка. В меньшей степени нарушаются клетки наружного эпидермиса, склеренхимы и сосудов проводящего пучка, имеющие толстые оболочки. Степень повреждения этих тканей при заморозке —6° значительно глубже, чем при заморозке —3°.

Лодикулы. Изучение строения лодикул ежи, проведенное в фазе цветения, показало, что они имеют типичную для многих злаков форму. Основание их утолщенное, а верхняя часть пленчатая (Добротворская, 1962). Опушение отсутствует. Клетки основной ткани лодикулы — удлиненные, с тонкими оболочками, вакуолизованы, цитоплазма прозрачная, ядра крупные. Эпидермальные клетки как по форме, так и по размерам мало отличаются от основной ткани. Лодикулы имеют один проводящий пучок.

Заморозок —3° в клетках лодикул вызывает небольшой плазмолиз, проявляющийся более сильно в эпидермальных клетках. На 10-й день после заморозка жизнедеятельность лодикул восстанавливается, а затем они постепенно засыхают и отмирают, так же как и у контрольных растений.

Заморозок —6° влияет более губительно. Сразу после заморозка все клетки лодикул сжимаются, деформируются и быстро погибают.

Андроцей. Андроцей ежи представлен 3 тычинками с короткой тычиночной нитью, резко удлиняющейся в период раскрывания цветка, и четырехгнездными пыльниками. Исследованиями Л. Р. Петровой и С. Н. Дроздова (1963) и А. Д. Метляковой (1970) установлено, что заморозки в период формирования репродуктивных органов и в фазе раскрывания цветка более всего повреждают тычинки. Наши опыты подтверждают эти данные, причем выяснено, что наиболее сильно заморозки —3 и —6° повреждают тычиночную нить, в то время как пыльники и пыльца оказываются более устойчивыми.

В период цветения в тычиночной нити четко выделяются эпидермис, основная паренхима и проводящий пучок. Клетки эпидермиса небольших размеров тонкостенные, с очень крупными ядрами и слабой вакуолизацией. Клетки основной паренхимы более крупные, тонкостенные, вакуолизованы, содержат мелкие ядра. Межклетники — крупные, но не превышают размеров окружающих клеток. Проводящий пучок коллатерального типа, состоит из 2—3 спиральных сосудов и мелких клеток флоэмы (рис. 3, *А*, *а*, см. вклейку).

После заморозка —3° в клетках эпидермиса тычиночной нити сразу наблюдается сильный плазмолиз, все содержимое сжимается в бесформенный комок и располагается в центре клетки. Форма клеток эпидермиса нарушается, они сморщиваются, оболочки становятся извилистыми.

В клетках основной паренхимы тычиночной нити наблюдается слабый плазмолиз. Сильно увеличиваются межклетники за счет разрыва клеточных оболочек. Размеры возникающих при этом полостей значительно превышают величину клеток основной ткани и межклетников тычиночной нити контрольных растений (рис. 3, *Б*, *а*). В обоих случаях плазмолиз обратимый.

Заморозок —6° также отражается более всего на тычиночной нити. Она теряет свою жизнедеятельность, скручивается и буреет сразу же после заморозка (рис. 3, *В*, *а*).

Пыльник. У растений, развивающихся в нормальных условиях, пыльник окрашен в желтый цвет. Стенка зрелого и хорошо сформированного пыльника трехслойная и состоит из эпидермиса, фиброзного слоя и дегенерирующего тапетума (Поддубная-Арнольди, 1964). Эпидермис стенки пыльника у ежи представлен тонкостенными клетками, с наружной стороны покрытыми кутикулой с шиповатой поверхностью. Они содержат крупные ядра и вакуолизованную цитоплазму. К эпидермису с внутренней стороны примыкает фиброзный слой, клетки которого имеют своеобразные утолщения, так называемые фиброзные пояски. Он состоит из одного

ряда клеток с крупными округлыми ядрами. Утолщения фиброзного слоя имеются у многих злаков, в частности у яровой пшеницы (Лодкина, 1957). Тапетум представлен вытянутыми, уже дегенерирующими клетками, в которых еще различаются оболочки и ядра.

Заморозок —3° в первые дни почти не сказывается на тканях пыльника, но в последующие дни наблюдалось постепенное проявление антоциановой окраски.

При заморозке —6° быстро разрушаются и погибают клетки тапетума, от клеток фиброзного слоя остаются лишь оболочки с поясками утолщений. Более длительное время сохраняется эпидермис, однако и в его клетках наблюдаются признаки разрушения цитоплазмы и ядер. В результате разрушения пигментов и всего содержимого клеток пыльника и сжатия его клеточных оболочек он постепенно приобретает оранжево-бурую окраску.

Таким образом, заморозки —3 и —6° больше всего повреждают тычиночную нить, более устойчивы к заморозкам стенки пыльника. Этот наш вывод не согласуется с утверждением М. П. Таранца (1960), который отмечает, что у яровой пшеницы больше всего подвержен заморозкам пыльник. В клетках эпидермиса стенки пыльника происходит накопление антоцианов фиолетовой окраски. По исследованиям Б. И. Еськина (1960), проведенным на листьях дуба, наличие антоцианов в клеточном соке свидетельствует о повышенной устойчивости ткани к заморозкам. Антоцианы, относящиеся к веществам типа глюкозидов, выполняют в данном случае защитную функцию.

П ы л ь ц а. Как показали наши исследования, зрелая пыльца ежи в фазе цветения имеет характерное для злаков постенное расположение в пыльнике (Романов, 1966). Пыльцевые зерна однопоровые, сфероидальные, изредка широкоэллипсоидальные, в очертаниях при рассматривании с полюса и с экватора — округлые. Пора округлая, ободковая, ободок невыступающий. Экзина тонкая, двухслойная, гладкая. Интина очень тонкая, она равномерным слоем покрывает цитоплазму. В крупнозернистой цитоплазме пыльцевого зерна находятся вегетативная и 2 серповидные генеративные клетки. Пыльца ежи, не подвергавшейся заморозку, имеет жизнеспособность около 90% (рис. 3, *А*, *б*).

Заморозок —3° незначительно повреждает пыльцу. Наблюдается слабый обратимый плазмолиз в зрелых пыльцевых зернах — отделение цитоплазмы с интиной от экзины. У некоторых недозрелых пыльцевых зерен происходит разрушение цитоплазмы, в результате чего жизнеспособность пыльцы снижается до 72% (рис. 3, *Б*, *б*).

Заморозок —6° повреждает пыльцу на 50%. Наблюдается сильный плазмолиз содержимого пыльцевого зерна, изменяется форма пыльцы. В связи с тем что после заморозка —6° все ткани пыльника становятся нежизнедеятельными и прекращается доступ питательных веществ к пыльце, она полностью погибает уже через 20 дней (рис. 3, *В*, *б*).

Таким образом, по нашим наблюдениям, ткани тычинок повреждаются заморозками в различной степени. Наименее устойчивой оказалась тычиночная нить, более устойчивы — ткани стенки пыльника. Устойчивость клеток эпидермиса стенки пыльника обусловливается, видимо, наличием в клеточном соке антоцианов. Наибольшей устойчивостью к заморозкам по сравнению с другими тканями обладает пыльца. Исследования Л. М. Голубинского (1955) на некоторых растениях показали, что сухая непроросшая пыльца обнаруживает большую стойкость к отрицательным температурам, а легкие заморозки даже стимулируют ее прорастание.

Г и н е ц е й. Ткани гинецея по-разному реагируют на заморозки и повреждаются не в одинаковой степени, обнаруживая при этом бо́льшую устойчивость к отрицательным температурам, чем ткани андроцея. Гинецей ежи представляет собой неопушенную завязь с сидячим двухлопастным перистым рыльцем. На поперечном срезе клетки рыльца имеют многогранную форму со слегка извилистыми оболочками, без межклетников. Содержимое клеток представлено вакуолизованной цитоплазмой

и крупным ядром. Клетки рыльцевой ткани, улавливающие пыльцу, имеют сильно вытянутую изогнутую форму. Содержимое их вакуолизовано, вытянутое ядро находится в постенном тяже цитоплазмы. В период цветения рыльца выступают из цветка и поэтому ничем не защищены от воздействия заморозков. Тем не менее после заморозка —3° изменения в рыльцевых клетках и клетках основной ткани рыльца незначительны. Наблюдается лишь легкий плазмолиз.

Заморозок —6° повреждает все ткани рыльца. Оно быстро сморщивается буреет и разрушается.

Проводниковая ткань завязи представлена узкими вытянутыми клетками с удлиненными ядрами и зернистой цитоплазмой.

Заморозок —3° не вызывает никаких изменений в строении клеток проводниковой ткани.

Заморозок —6° повреждает ее клетки менее сильно по сравнению с клетками рыльца, так как она защищена клетками стенки завязи. Через 10 дней после заморозка в проводниковой ткани оставались лишь клеточные оболочки.

Завязь у растений ежи, произрастающих в нормальных условиях, имеет овально-округлую форму, она выпуклая со спинной стороны и имеет бороздку на брюшной стороне. Опушение отсутствует. В завязи проходят 4 проводящих пучка. Стенка завязи состоит из основной паренхимы, наружного и внутреннего эпидермиса. Основная паренхима имеет очень крупные клетки, с большими ядрами и толстыми оболочками, цитоплазма сильно вакуолизована. Межклетники очень небольшие. Клетки внутреннего эпидермиса по сравнению с клетками наружного эпидермиса меньших размеров, удлиненные, с крупными ядрами и слабо вакуолизованной цитоплазмой.

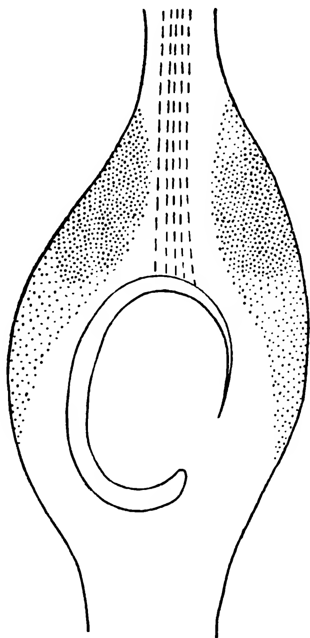


Рис. 4. Схема распределения жироподобных веществ в стенке завязи ежи сборной после заморозка (продольной срез).

Заморозок —3° не вызывает морфологических изменений завязи. Но в клетках наружного эпидермиса и основной ткани мы наблюдаем незначительный плазмолиз. Сразу после заморозка цитоплазма клеток сжимается, слегка отходит от оболочки и имеет неровные очертания. Эти изменения более заметно проявляются в клетках верхней части стенки завязи. Нижняя часть завязи не повреждается заморозком, так как она защищена частями цветка: лодикулами, тычиночными нитями, цветковыми чешуями. Такая же закономерность установлена Петровой и Дроздовым (1963) для яровой пшеницы. Клетки внутреннего эпидермиса стенки завязи также не повреждаются заморозком —3°. Кроме того, очень характерно для ежи, что в клетках стенки завязи после заморозка происходит накопление большого количества жироподобных веществ. Распределение их в целом по завязи очень неравномерно. Более значительные накопления липоидных капель наблюдаются в клетках верхней части завязи, примыкающих к наружному эпидермису. Ближе к внутреннему эпидермису и к проводниковой ткани количество их в клетках уменьшается. В клетках нижней части стенки завязи, внутреннего и наружного эпидермиса жироподобные вещества не обнаруживаются (рис. 4). Через 10—15 дней после заморозка также наблюдаются их скопления в клетках стенки завязи (рис. 5, *Б*, *а*). Подобное явление наблюдается и в клетках стенки завязи у яровой пшеницы, подвергшейся заморозку —3 и —5° (Петрова, Дроздов, 1963).

При заморозке —6° происходит сильное повреждение завязи ежи. Изменяется ее форма, она сжимается, ссыхается, становится сморщенной

и быстро буреет. Все ткани стенки завязи теряют жизнеспособность и погибают. Через 10 дней после заморозка мы наблюдали бесформенную массу разрушившихся клеток.

В полости завязи у ежи развивается одна семяпочка; клетки наружного интегумента ее крупные, с толстыми оболочками, крупными ядрами и сильно вакуолизированной цитоплазмой. Клетки внутреннего интегумента, таблитчатые по форме, плотно примыкают друг к другу, имеют более тонкие оболочки и крупные ядра; вакуолизация слабая. Клетки нуцеллуса очень крупные, с вакуолизованной цитоплазмой и большими ядрами. Оболочки так же, как и у стенки завязи, довольно толстые.

Как показали наши наблюдения, заморозок —3° не сказывается на структуре клеток нуцеллуса, наружного и внутреннего интегументов, так как они защищены стенкой завязи от внешних воздействий.

Заморозок —6° повреждает клетки интегументов и нуцеллуса в значительно меньшей степени, чем клетки стенки завязи. Только через 10 дней после заморозка мы наблюдаем начало разрушения содержимого клеток этих тканей.

Таким образом, степень повреждения заморозками тканей гинецея меньшая, чем у андроцея. Заморозок —3° вызывает незначительные обратимые изменения в тканях рыльца и верхней части стенки завязи и совершенно не повреждает проводниковую ткань, клетки интегументов и нуцеллуса.

При заморозке —6° повреждение тканей гинецея глубокое, но при этом менее всего разрушаются клетки проводниковой ткани, нуцеллуса и интегументов. Следовательно, наиболее устойчивыми к заморозкам тканями гинецея можно считать клетки нуцеллуса, наружного и внутреннего интегументов и проводниковой ткани. Менее устойчивы клетки рыльца и стенки завязи.

На наш взгляд, значительную устойчивость тканей гинецея к заморозкам по сравнению с андроцеем можно объяснить тем, что все клетки стенки завязи, проводниковой ткани, интегументов и нуцеллуса имеют довольно толстые оболочки, защищены другими частями цветка и дольше остаются жизнедеятельными, так как и после цветения участвуют в дальнейшем формировании зерновки, тогда как ткани андроцея к моменту цветения достигают полного развития, после чего отмирают. Подтверждение этому положению мы находим в исследованиях В. Н. Степанова (1946) и других авторов, которые показали, что растущие органы и ткани наиболее устойчивы к воздействию заморозка. М. Ф. Бугаевский (1957) также указывает, что при промораживании клеток меристемы более всего повреждаются старые сформировавшиеся клетки. Кроме того, в общебиологическом аспекте бо́льшую устойчивость гинецея к заморозкам можно объяснить тем, что женский организм является носителем консервативных признаков, а следовательно обладает меньшей изменчивостью при неблагоприятных условиях среды, что играет немаловажную роль для сохранения и продолжения вида.

Таким образом, по степени видимых структурных изменений после заморозков ткани цветка можно разделить на 3 группы.

1. С наименьшей степенью повреждения: склеренхима и наружный эпидермис цветковых чешуй, пыльца, проводниковая ткань, нуцеллус, интегументы.

2. Со средней степенью повреждения: лодикулы, эпидермис и фиброзный слой стенки пыльника, рыльцевые клетки, стенка завязи.

3. С сильной степенью повреждения: тычиночные нити, мезофилл и флоэма проводящих пучков цветковых чешуй.

Совершенно не повреждаются заморозками мертвые ткани — сосуды проводящих пучков.

Зерновка. Наблюдения за формированием и созреванием зерновки после действия заморозков в фазе цветения показали, что при заморозке —3° развитие зерновки задерживается на несколько дней по сравнению с контролем (см. таблицу). Из приведенной таблицы также видно, что при

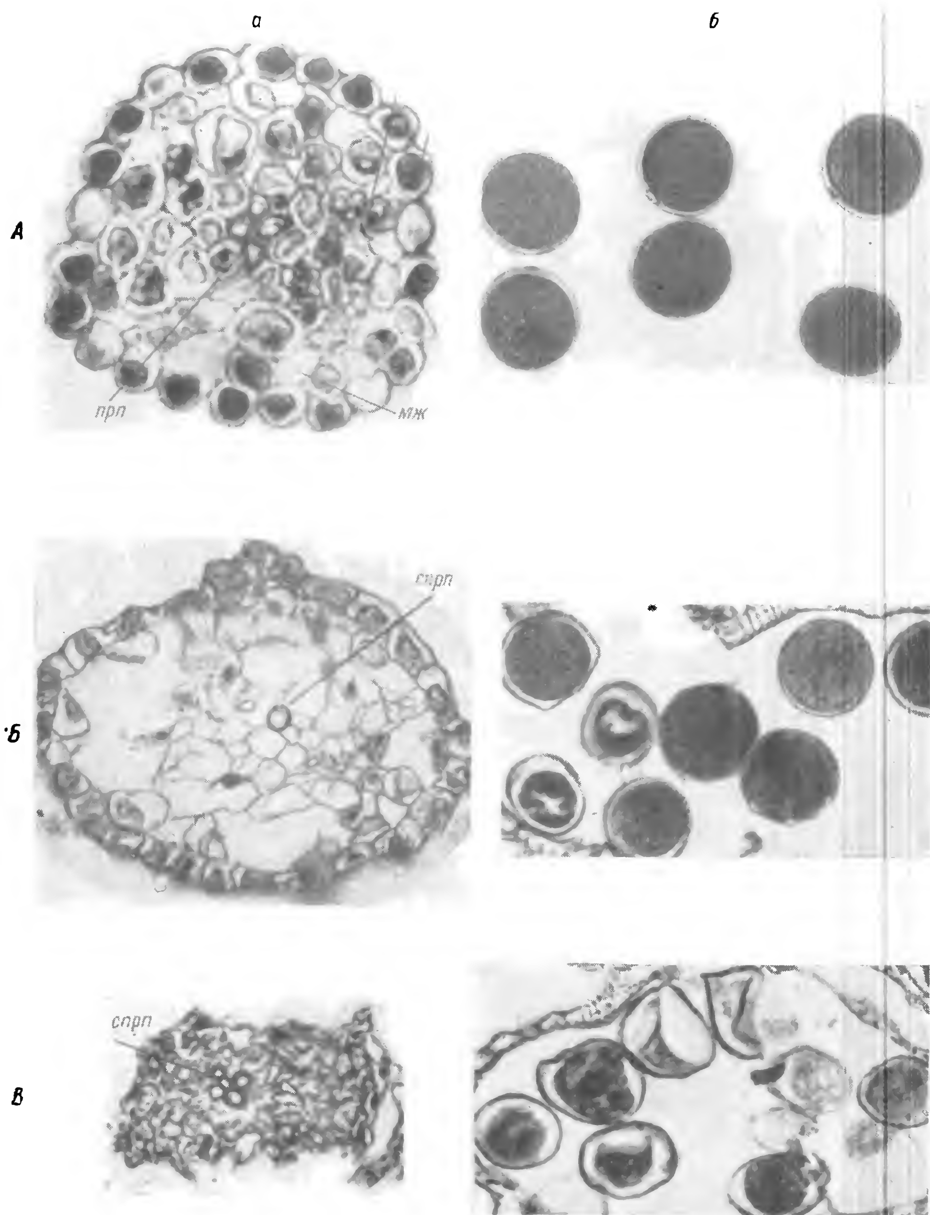


Рис. 3. Поперечные срезы тычиночной нити (*а*) и пыльника с пыльцой (*б*) *Dactylis glomerata* в фазе цветения в трех вариантах опыта — контроль (*А*); после заморозка —3° (*Б*); после заморозка —6° (*В*).

э — эпидермис; *оп* — основная паренхима; *прп* — проводящий пучок; *мж* — межклетники *спрп* — сосуды проводящего пучка.

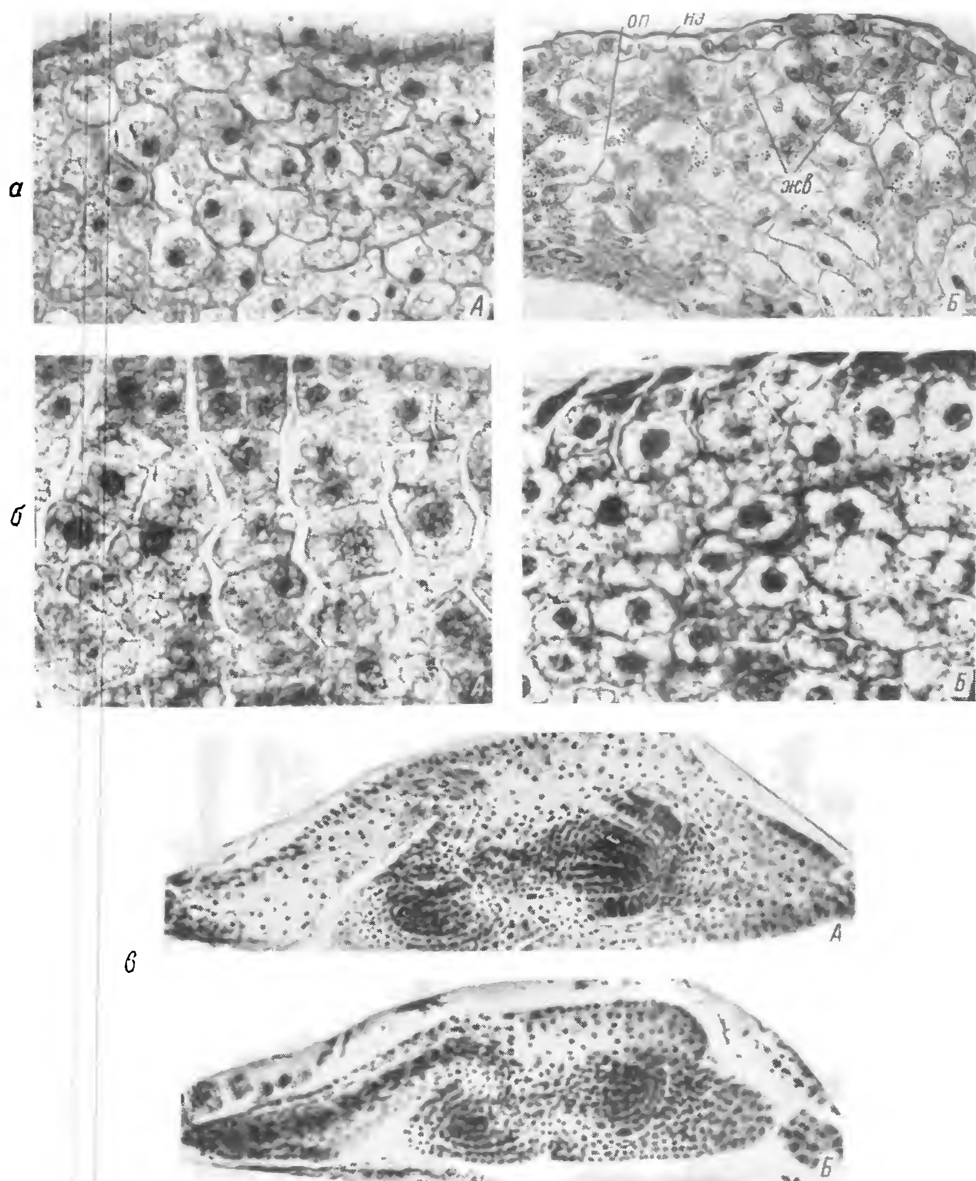


Рис. 5. Поперечные срезы через завязь *Dactylis glomerata* (*а*) через 10 дней после заморозка и продольные срезы эндосперма через 20 дней (*б*) и зародыша семени ежи через 30 дней после заморозка (*в*).

А — контроль; *Б* — после заморозка —3°; *нэ* — наружный эпидермис стенки завязи; *оп* — основная паренхима; *жв* — жироподобные вещества.

заморозке —6° в период цветения повреждались и погибали почти все цветки.

По нашим наблюдениям, а также исследованиям И. А. Уткиной, П. В. Лебедева, М. Ф. Мельниковой (1970), зародыш ежи сборной, выращенной в нормальных условиях, хорошо дифференцирован, в нем отчетливо выделяются щиток, эпибласт, почечка, прикрытая колеоптилем, гипокотиль и корешок, покрытый колеоризой.

Через 20 дней после цветения развивающийся эндосперм у зерновок контрольных растений имеет крупные клетки с толстыми оболочками. Ядра также крупные с 3—4 ядрышками. Содержимое клеток представлено цитоплазмой, содержащей очень крупные крахмальные зерна (рис. 5, *А*, *б*). У зерновок, сформировавшихся после заморозка —3°, эндосперм в этот период имеет более мелкие клетки и ядра. В клетках содержится также большое количество крахмальных зерен и жироподобных веществ (рис. 5, *Б*, *б*).

Действие заморозков на соцветие *Dactylis glomerata* в период цветения и на сроки прохождения последующих фенофаз

Фенологическая фаза	На какой день наступают последующие фенофазы		
	контроль	—3°	—6°
Спелость зеленая	15	20	—
Спелость молочная	20—25	25—30	—
Спелость восковая	30	35	—
Спелость полная	35—40	40—45	—

В строении зародыша при заморозке —3° не наблюдается значительных отклонений, однако размеры его становятся меньшими по сравнению с контрольными (рис. 5, *А*, *Б*, *в*). В целом зерновка ежи, подвергнутая заморозку —3° в фазе цветения, бывает более щуплая и имеет меньшие размеры.

После заморозка —6° погибают почти все цветки, поэтому развития зерновок не наблюдалось.

Определение энергии прорастания зерновок контрольных и опытных растений показало, что у растений, подвергшихся заморозку —3°, жизнеспособность зерновок оказалась на 30% ниже, чем у контрольных растений.

Снижение жизнеспособности зерновок, уменьшение размеров клеток эндосперма и зародыша, щуплость зерновок и задержку фаз их развития мы можем объяснить структурными и функциональными изменениями частей цветка и их тканей, которые наблюдались после заморозков.

Наиболее важную роль при формировании и наливе зерновки у злаков, в том числе и у ежи, играют цветковые чешуи. Благодаря хорошо развитой ассимиляционной ткани и ткани гидроцитного типа они проявляют в этот период активную фотосинтетическую деятельность и способствуют регулированию водного режима. За счет этих процессов создается большая доля сухого веса зерна (Сыбанбеков, 1965). Таким образом, структурные изменения, которые мы наблюдали в тканях цветковых чешуй после заморозка, а именно повреждение клеток мезофилла при заморозках —3 и —6° и нарушение клеток склеренхимы при заморозке —6° несомненно отразились на их функциональной деятельности, снизили физиологическую активность и тем самым отрицательно сказались на формировании зерновки.

Степень устойчивости тканей гинецея к заморозкам также играет важную роль в формировании зерновки. Отмеченные нами незначительные повреждения стенки завязи в ее верхней части при заморозке —3° безусловно отрицательно сказываются на дальнейшем ее развитии. Накопление при этом жироподобных веществ в клетках стенки завязи представляется нам защитной реакцией тканей гинецея к заморозкам.

Повреждение и даже гибель лодикул, которые мы наблюдали при заморозках, вероятно, не играет большой роли в дальнейшем развитии цветка, так как к периоду цветения, когда давались заморозки, они уже выполнили свою основную функцию.

Степень повреждения андроцея, и особенно пыльцы, в пределах одного соцветия решающего значения для формирования урожая, на наш взгляд, также не имеет. В период цветения, когда были даны заморозки, пыльца находилась уже в зрелом состоянии и, как показали наши наблюдения, при ее исключительной устойчивости к заморозкам повреждалась незначительно, сохраняя жизнеспособность. Кроме того, ежа является растением ветроопыляемым и, следовательно, может опыляться пыльцой тех растений, которые меньше пострадали от заморозка.

Сильное повреждение тканей тычиночной нити при заморозках —3 и —6°, наблюдаемое в наших опытах, вероятно, играет большую роль в формировании зерновки в том случае, когда под заморозок попадает нераскрывшийся цветок с недоразвитой пыльцой. При этом нарушается приток питательных веществ к пыльце и тканям пыльника. Гибель пыльцы в этом случае происходит не только в результате непосредственного влияния заморозка, но и косвенно, через повреждение тычиночной нити.

Немаловажное значение в развитии зерновки имеет также косвенное влияние заморозков на репродуктивные органы ежи сборной. В первую очередь оно проявляется через повреждение вегетативных органов. В нашем опыте стебли и листья повреждались при заморозке —3° на 5—10%, при заморозке —6°— до 40%. Несомненно, это снижало интенсивность фотосинтетической деятельности растения. Помимо этого заморозки, как показали исследования ряда авторов (Коровин, 1966; Дроздов, 1971), вызывают глубокие изменения в общем ходе физиологических процессов даже в тех случаях, когда нет видимых повреждений тканей растения. Постепенно ослабевая, эти изменения сохраняются в течение всей последующей вегетации. Наиболее значительные отклонения, по данным А. И. Коровина (1966), заморозки вызывают в азотном обмене, что ведет к накоплению ядовитых форм азота — аммиачного, аминного и амидного.

Таким образом, в конечном итоге снижение урожая и жизнеспособности зерновок растений, подвергнутых заморозкам, можно объяснить, на наш взгляд, совместным влиянием структурно-функциональных изменений органов и тканей цветка при прямом воздействии заморозка и косвенным влиянием его через повреждение вегетативных органов и нарушение физиологических процессов в растениях.

В заключение выражаю сердечную благодарность Л. Р. Петровой за большую помощь в выполнении работы и написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных препаратов. Научн. докл. высш. шк., биол. н., 11. — Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 10. — Бугаевский М. Ф. (1957). Форма протопластов клеток меристемы, убитых морозом. ДАН СССР, 112, 1. — Голубинский Л. М. (1955). Влияние низкой температуры на прорастание пыльцевых зерен некоторых растений. Бот. ж., 12, 4. — Гольцберг И. А. (1961). Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. — Добротворская А. В. (1962). Морфологические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаковых. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Дроздов С. Н. (1971). Эколого-физиологические исследования устойчивости полевых культур к заморозкам. Автореф. дисс. — Еськин Б. И. (1960). Антоциан и морозоустойчивость растений. ДАН СССР, 130, 5. — Иванов С. М. (1935). Отношение яровых культур к весенним заморозкам. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 6. — Коровин А. И. (1966). Работы по устойчивости растений к низким температурам и заморозкам. Информ. бюлл. коорд. регион. совета по физиол. и биохим. раст. — Корякина В. Ф. (1964). Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. — Корякина В. Ф., Н. В. Шилова. (1962). Анатомо-морфологические изменения соцветий ежи сборной в зависимости от условий среды. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 15. — Кушниренко С. В., Р. С. Морозова. (1963). Влияние низких положительных температур на структуру

пластид закаленных к холоду огурцов. Бот. ж. 48, 5—6. — Лодкина М. М. (1957). Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Максимов Н. А. (1952). О вымерзании и холодостойкости растений. Избр. раб. по засухоуст. и зимост. раст., 2. — Метлякова А. Д. (1970). Действие заморозков на репродуктивные органы яровой пшеницы. Научн. докл. высш. шк., биол. н., 11. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum*. Бот. ж., 43, 8. — Петрова Л. Р., С. Н. Дроздов. (1963). Влияние заморозков на формирование репродуктивных органов яровой пшеницы. Бот. ж., 48, 8. — Петрова Л. Р., Т. С. Николаевская. (1972). Некоторые особенности анатомического и морфологического строения соцветия ежи сборной. Бот. ж., 57, 4. — Поддубная-Арнольди В. А. (1938). Ускоренный метод эмбриологического исследования. Бот. ж., 23, 4. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Романов А. А. (1961). О климате Карелии. — Романов И. Д. (1966). Специфические особенности развития пыльцы злаков. ДАН СССР, 169, 2. — Степанов В. Н. (1946). Устойчивость сельскохозяйственных культур к заморозкам на разных фазах развития. Докл. Сельскохоз. акад. наук им. К. А. Тимирязева, 3. — Сыбанбеков К. Ж. (1965). К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы. Бот. ж., 50, 12. — Таранец М. П. (1960). Морозоустойчивость травянистых растений в онтогенезе. В сб.: Физиология устойчивости растений. —Уткина И. А., П. В. Лебедев, М. Ф. Мельникова. (1970). Строение зародыша зерновки луговых злаков *Dactylis glomerata* L. и *Bromus inermis* Leyss. Бот. ж., 55, 5. — Холопцева Н. П. (1971). Заморозкоустойчивость многолетних злаковых трав. Автореф. дисс. — Hantor D. I. a. O. I. Webster. (1967). Effect of freesing and mechanical injury in viabiliti of sorgum seed. Crop. Sci., 7, 3. — Molisch H. (1897). Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. — Scott W. R. (1971). The effect of frost on seed production in subterranean clover (*Trifolium subterraneum*). Austr. J. Exp. Agr. a. Anim. Hubs, 11, 49.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград,
Институт биологии
Карельского филиала
Академии наук СССР,
Петрозаводск.

(Получено 25 V 1972).

SUMMARY

Observations and experiments have been carried out during *Dactylis glomerata* flowering in conditions of greenhouse in Karelian A. S. S. R. Studies of anatomo-morphological peculiarities of *Dactylis glomerata* flower, its parts and caryopsis in normal conditions and at the effect of frosts of —3 and —6° C intensity in the period of mass flowering have shown that frosts cause some structural changes in grass glumes, lodicules, stamens and pistils. At frosts of —3° C insignificant, reversible changes in these organs take place. At frost of —6° C damage of cells and tissues is deeper and leads to their death. After frosts development of caryopsis is retarded, their viability decreases, as well as the dimensions of endosperm and embryo cells. These changes are produced by direct effect of frosts on the flower as well as by their indirect influence through the injure of vegetative organs and disturbance of physiological processes in *D. glomerata* plants.

УДК 581.9 [582.4/.9+635.976] : 333.13 : 502.72 (471.32)

А. М. Краснитский

ЕСТЕСТВЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ НА НЕКОСИМОЙ ЗАЛЕЖИ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С 2 рисунками

A. M. KRASNITSKY. NATURAL DISTRIBUTION OF TREES AND BUSHES ON UNMOWED LONG-FALLOW IN THE CENTRAL BLACK-SOIL RESERVE

Исследована 29-летняя залежь (29.6 га) Казацкого участка заповедника (Курская область) путем сплошного картирования и описания всех встречаемых на ней деревьев и кустарников. Анализируется дендрофлора, закономерности размещения деревьев и кустарников по профилю водораздела в зависимости от почвенно-грунтовых условий и растительности участка, роль и генезис древесно-кустарниковой растительности в сукцессионных процессах зацелинения. Рассмотрены вопросы инспермации и диссеменации деревьев и кустарников и биоценотическая роль диких животных в расселении древесно-кустарниковых пород на залежи.

Одной из основных задач Центрально-Черноземного заповедника, которые были определены при его организации (1935 г.), является изучение взаимоотношений леса и степи. Анализ сведений о естественном появлении древесных растений в степных формациях непосредственно отвечает этой программной задаче заповедника.

Необходимо отметить, что проблема взаимоотношений между лесом и степью составляет предмет самых острых и далеко незавершенных научных дискуссий, в которых принимали участие крупнейшие ученые нашей страны (Коржинский, 1888 г.; Танфильев, 1894 г.; Талиев, 1913; Лавренко, 1940, и др.). И все же причины безлесия степей, факторы, обусловливающие характер распространения деревьев и кустарников в степи, сукцессионные процессы и в связи с этим важные проблемы степного лесоведения до сих пор остаются актуальными, но недостаточно разработанными. Не претендуя на сколько-нибудь значительное разрешение этой серьезной и важной проблемы, считаем уместным подчеркнуть причастность к ней исследований естественного распространения в степи деревьев и кустарников.

Нашей конкретной задачей является анализ экологической обстановки, делающей возможным появление деревьев и кустарников в степных фитоценозах заповедника и оценка их роли в местных сукцессиях растительного покрова; кроме того, необходимо было наметить перспективные мероприятия по охране природных комплексов заповедника.

Отметим, что в Центрально-Черноземном заповеднике практикуется четырехпольный сенокосооборотный режим, так как именно он «. . .способствует уменьшению мертвого покрова и тем самым способствует сохранению характерного для степей соотношения синузий» (Лавренко, 1940 : 202). Однако в процессе сенокошения срезаются и уничтожаются естественно появившиеся древесные породы, в результате чего скашиваемые площади оказываются «закрытыми» для проникновения деревьев и кустарников (Куркин, 1966).

Наряду с периодически косимыми участками в заповеднике имеются постоянно некосимые плакорные и овражно-балочные площади. Неко-

симые участки отличаются мощным накоплением мертвого покрова из отмерших стеблей и листьев растений, что существенно влияет на экологические условия и перестраивает весь фитоценотический строй растительных сообществ (Семенова-Тян-Шанская, 1965, 1966). Одной из сторон такой перестройки является распространение деревьев и кустарников на некосимых участках. Наблюдения С. С. Левицкого (1950 г., 1951 г.), М. И. Падеревской (1970), материалы последнего лесоустройства заповедника (1968—1969 гг.) свидетельствуют, что не только в овражно-балочных системах заповедника, но и на степных водоразделах наблюдается расширение позиций древесно-кустарниковой растительности. Возможно, что не только отсутствие фактора скашивания естественно возникшего подроста, но и вся особая экологическая обстановка, фитоценотические факторы, синузиальный строй корневищных злаков и корнеотпрысковых двудольных, присущих некосимым участкам, благоприятствуют естественному продвижению древесных пород на безлесные степные участки. Так это или не так, должны показать тщательно проведенные исследования, потому что эти вопросы все еще недостаточно изучены.

Залежь «Дальнее поле» Казацкого участка, где проводились исследования, включена в состав заповедника в 1947 г. На поле — набор разновозрастных залежей, в их числе и исследуемая нами залежь площадью 29.6 га, в последний раз распаханная в 1941 г. Конфигурация залежи — неправильный четырехугольник (почти 1000×300 м), вытянутый поперек водораздела меридионально.

Почва залежи — типичный мощный чернозем, который, по данным В. В. Герцык (1965), за 20-летний период (1941—1961 гг.) почти полностью восстановил свою структуру и повысил содержание гумуса на 1%; увеличилось в нем также и содержание обменных оснований и азота; все это указывает на еще не полную завершенность активныхп роцессов зацелинения.'

В 1971 г. было проведено [1] дополнительное обследование почв залежи путем бурения 100 скважин (глубиной до 3 м) вдоль профиля через каждые 10 м. Выявлено, что на залежи преобладает подтип типичного мощного чернозема (48 скважин), приуроченный преимущественно к склонам водораздела, а также широко распространены выщелоченные (27 скважин) и высоковскипающие перерытые (25 скважин) черноземы. Выщелоченные черноземы одинаково широко представлены как на вершине водораздела, так и на его склонах южной и северной экспозиции, но приурочены они преимущественно к микро- и мезопонижениям. Высоковскипающие черноземы тяготеют к вершине водораздела и, помимо высокого уровня вскипания карбонатов от HCl, характеризуются перерытостью нижней части профиля животными землероями. В целом почвам залежи свойственна высокая комплексность, которая в числе прочих факторов обусловлена деятельностью землероев.

Следует обратить внимание, что перерытость высоковскипающих черноземов свойственна также сурчинным почвам Стрелецкого участка заповедника (Целищева и Дайнеко, 1967), но сурчинные почвы при этом отличаются характерной растянутостью переходного горизонта в почвенном профиле.

Развитие процессов зацелинения залежи систематически фиксировалось при геоботанических обследованиях. В 5-летнем возрасте залежь была представлена пырейно-бурьянной растительностью пятнистого характера. Пестрый растительный ковер того времени имел следующее соотношение групп травянистых растений: сорные — 55.3%, степные — 17.7, луговые — 26.5, лесные и кустарниковые — 0.5%. Деревьев и кустарников на залежи не отмечалось (Жучков, 1946).

Обследование залежи в 8-летнем возрасте (1948 г.) Г. М. Зозулиным показало последующие изменения растительности: очень сильное разрастание вейника (*Calamagrostis epigeios* Roth, ставшего фоновым растением

---

[1] Выполнено мл. научн. сотр. заповедника Е. П. Пименовым.

на многих участках; выпадение из травостоя донника *Melilotus officinalis* Lam., ранее создававшего фон; значительное расширение мятликово-пырейных ассоциаций; возрастание обилия таких более влаголюбивых видов, как ежа *Dactylis glomerata* L., кипрей *Epilobium hirsutum* L., шалфей *Salvia pratensis* L. и др.; усиление роли и обилия сорняков, распространяемых ветром — горчака *Picris hieracioides* L., осота *Sonchus arvensis* L. и др.

С. С. Левицкий на 10-й год зацелинения подчеркивает возрастание участия вейника *Calamagrostis epigeios* Roth только за один год (1950—1951) на 4.2—7.9%, а также расширение мест обитаний, занятых мятликом *Poa pratensis* L. В 1950 г. на долю пырея приходилось 75.8%, мятлика — 9.9, вейника — 6.5, сорняков — 1.8, клеверов — 5.4, земляники — 0.6%. Обобщая материалы наблюдений за 1950 г. Левицкий пришел к выводу, что на залежи уже развивается вторая стадия восстановления целины — стадия корневищных злаков: пырея *Agropyron repens* Beauv., мятлика *Poa compressa* L. и *Poa angustifolia* L., с характерной пятнистостью в распространении растений. Вдоль восточной и западной границ некосимого участка залежи Левицкий впервые отмечает несколько экземпляров древесных пород (ива, ильм).

В 1970 г., т. е. в 29-летнем возрасте залежи, на ней было проведено под руководством автора [1] сплошное описание и картирование древесно-кустарниковых пород по профилю, пересекающему водораздел.

Некосимый участок залежи с помощью буссоли и мерной ленты был разбит на квадраты (10×10 м). Площадь каждого ара тщательно осматривалась с целью сплошного картирования и описания деревьев, кустарников и их всходов. Картирование местоположения деревцов и кустарников производилось в масштабе 1 : 200 на миллиметровой бумаге: основания стволов наносились на план условными значками, заросли кустарников с поперечником более 1 м (в одном из измерений) — в виде контуров. При описании древесных пород фиксировались наименование вида, высота растения, диаметр стволиков у шейки корня, состояние (здоровое, усыхающее, сухое), генеративное состояние (наличие генеративных органов), диаметр кроны (наибольший и меньший), повреждения.

В качестве основного критерия для выявления соотношения видового состава деревьев, кустарников и их совокупной роли в фитоценозах предпочтение было отдано площади проекций крон — проективному покрытию. Проекция крон отдельных растений (в поперечнике <1 м) определялась по формуле площади круга $\left(S \text{ кроны} = \frac{\pi d^2}{4}\right)$.[2] Проекции крон сплошных зарослей кустарников (> 1 м в поперечнике) определялись по контурам на плане.

Для всех видов деревьев и кустарников были определены средние значения диаметра и высоты, площадь проекций крон, доля здоровых, больных и мертвых растений, наличие плодоношения и характер повреждений. С целью характеристики распределения по профилю элементов дендрофлоры значения проекций крон последовательно группировались в направлении линии, секущей водораздел.

На площади изучаемой залежи нами отмечено 16 видов деревьев и кустарников: *Pyrus communis* L. груша обыкновенная ($Д_1$),[3] *Ulmus foliacea* Gilib. вяз листоватый (D_1), *Sorbus aucuparia* L. рябина обыкновенная (D_2), *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. черемуха (D_2), *Acer negundo* L. клен ясенелистный (D_3), *Malus silvestris* (L.) Mill. яблоня лесная (D_3), *Cerasus vulgaris* Mill. вишня обыкновенная (D_3), *Salix triandra* L. ива трехтычинковая (D_4), *Salix caprea* L. ива козья (D_4), *Prunus spinosa* L. терн (D_4), *Frangula alnus* Mill. крушина ломкая (D_4), *Rosa canina* L. шиповник, роза собачья (K_2), *Rosa mollis* Smith роза мягкая (K_3), *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron. вишня степная (K_3), *Amygdalus nana* L. миндаль низкий (K_3), *Cytisus ruthenicus* Fisch. ракитник русский (K_4).

Из 11 видов деревьев и 5 видов кустарников 13 видов являются аборигенами Средне-Днепровского района флоры СССР (Соколов и Связева,

---

[1] В полевых работах принимали участие студенты Воронежского лесотехнического института В. В. Нестеренко, И. Г. Булычевских, В. Г. Колтаков и Г. П. Котова, а также рабочий заповедника А. Н. Булгаков.

[2] Диаметр определяется как среднее из наибольшего и наименьшего поперечников кроны.

[3] Здесь и ниже: D_1—D_4 — деревья соответственно первой—четвертой величины, K_1—K_4 — кустарники соответственно первой—четвертой величины (Соколов и Связева, 1965).

1965), три вида заносные — *Rosa mollis* Smith принадлежит Прибалтийскому и Ладого-Ильменскому району флоры, *Acer negundo* L. — вид североамериканского происхождения, так же как *Cerasus vulgaris* Mill. он тоже относится к числу разводимых растений. Примечательно, что 10 видов (62.5%) относятся к сем. *Rosaceae* Juss.

Представление о фитоценотической роли древесно-кустарниковых пород залежи можно составить по данным табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древесно-кустарниковых пород[1] некосимой залежи «Дальнее поле»

	Число растений (шт.)	Средние значения		Проекция крон (м·)			
		диаметр (в см)	высота (в м)	отдельно стоящих растений	зарослей	итого	в процентах
Деревья							
Pyrus communis	116	3.8	1.63	137.8	—	137.8	21.3
Malus silvestris	25	3.0	1.22	38.32	—	38.3	5.9
Cerasus vulgaris	73	1.1	0.71	7.9	25.3	33.2	5.1
Salix trianda, S. caprea	4	—	2.05	28.9	—	28.9	4.5
Ulmus foliacea	10	4.8	2.27	27.4	—	27.4	4.2
Acer negundo	1	9.8	2.24	5.7	—	5.7	0.9
Padus racemosa	1	—	3.00	5.4	—	5.4	0.8
Sorbus aucuparia	7	2.9	1.09	0.9	—	0.9	0.1
Итого	237			253.2	25.3	277.6	42.8
Кустарники							
Cerasus fruticosa	1363	—	—	86.6	236.3	322.9	49.9
Rosa canina, R. mollis	58	0.5	0.54	5.1	12.1	17.2	2.7
Prunus spinosa	82	1.0	0.55	7.4	9.6	17.0	2.6
Cytisus ruthenicus	54	—	0.52	6.1	5.1	11.2	1.7
Frangula alnus	2	1.7	1.00	0.7	1.2	1.9	0.3
Amygdalus nana	2	0.4	0.46	0.1	—	0.1	—
Итого	1561	—	—	106.0	254.3	370.3	57.2
Всего	1798	—	—	358.3	279.6	647.9	100.0

Из табл. 1 видно, что при суммарной проекции крон деревьев и кустарников 648 м^2 относительная степень покрытия достигает 0.22%, т. е. на каждый га приходится 22 м^2 древесно-кустарникового полога. Средний годичный прирост проективного покрытия составляет 22.3 м^2, а современный текущий прирост, естественно, значительно превышает средний как за счет прогрессивного развития существующих деревьев и кустарников, так и за счет вновь появляющихся растений.

Наиболее значительное развитие на залежи получили кустарники, составившие 57.2% суммарного проективного покрытия, в основном это заросли (254.3 м из 370.3 м^2). Среди кустарников ведущее положение занимают группировки из *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron. — 49.9% общего проективного покрытия, в то время как на долю всех остальных кустарников приходится 7.3% этого показателя.

Участие древесных пород также значительно (42.8%), но по проективному покрытию они уступают кустарникам. Основное отличие положения древесных пород на залежи в отличие от кустарников состоит в том, что они не образуют сочетаний из нескольких особей разных видов или

[1] В группу деревьев включены виды высотой свыше 1 м, а в группу кустарников — виды высотой до 1 м, в соответствии с классификацией В. Н. Сукачева (1934).

из нескольких особей одной древесной породы, в равной степени отсутствуют на залежи и сочетания, совокупно состоящие из деревьев и кустарников, отдельные деревца разбросаны всегда диффузно. Это явление свидетельствует об отсутствии даже начальных стадий формирования лесных ценозов. Необходимо особо подчеркнуть, что в числе деревьев и кустарников залежи отсутствуют типичные породы-лесообразователи, способные к формированию коренных лесных формаций. Поэтому древесно-кустарниковый элемент залежи на данной стадии ее генезиса в крайнем случае может рассматриваться как инициальная стадия лесообразовательного процесса.

Яркое описание лесостепи с редкостоем деревьев груши, яблони и боярышника и глубокий анализ ее истории, проведенный по литературным данным, содержится в работе Н. Ф. Комарова (1951). Однако автор этой работы, присоединясь к гипотетическим выводам предшествующих исследователей, также обосновывает происхождение плодового редкостоя в лесостепи антропогенными причинами. Вместе с тем не вызывает никакого сомнения, что происхождение редколесья плодовых древесных пород и их положение в свите лесостепной растительности изучены крайне недостаточно. Не исключено, например, что облик доагрикультурной лесостепи в ряде мест этой зоны дополнялся одиночно стоящими плодовыми деревьями как своеобразное выражение постепенного перехода леса к степи, как явление, аналогичное саваннам Америки и Африки. Не случайно В. В. Алехин с сотрудниками (1957) подчеркивал морфологическое сходство низкорослых деревьев саванн с нашими яблоневыми деревьями в степи.

К пионерной дендрофлоре залежи явно относятся наиболее распространенные виды — вишня и груша; менее распространенные породы (яблоня, ивы, ильмы, шиповник и терн) к пионерам могут быть отнесены условно. Положение остальных пород, распространенных ограниченно, остается неопределенным. Это находит подтверждение в оценке жизненного состояния деревьев и кустарников залежи (табл. 2).

Наиболее широко распространенные породы (груша, вишня степная и терн) имеют высокую жизненность: доля сухих особей (0.9—4.0%) и число суховершинных растений (2.3—2.6%) у них невелики. Особенно высока доля сухих и усыхающих яблонь (40.0%) и шиповников (46.5%), что указывает на невысокую перспективность существования этих пород в степи. Существенно подавляют развитие деревьев повреждения, наносимые дендрофильными животными — зайцем и лосем. Кустарники характеризуются довольно высоким плодоношением (19—65%); деревья позже вступают в плодоношение и уступают в этом отношении кустарникам. Очевидно, что дальнейший ход распространения деревьев зависит от семенной продуктивности данной породы; кустарники в этом отношении имеют очевидные преимущества.

Представляет определенный интерес рассмотрение возрастной структуры популяции груши на залежи. Воспользовавшись известной функциональной зависимостью возраста и высоты деревьев, был построен график (рис. 1). В 1942—1956 гг. наблюдалось нарастание, а в 1957—1959 гг. довольно резкое снижение числа появляющихся деревцов груши на залежи. После новой вспышки распространения груши в 1961 г. отмечается новый прогрессивный спад этого процесса, в итоге число всходов одного года снижается до 5 (1968 г.) и даже до 2 (1969 г.) экземпляров. В целом на графике четко проявляется нарастание числа новых особей с максимумом в 1958 г., а затем достаточно плавное затухание расселения груши. По-видимому, успешное распространение груши заканчивается с первой стадией зацелинения и вступлением залежи во вторую стадию зацелинения — стадию корневищных злаков. Таким образом, восстановительные процессы на залежи оказываются непосредственно связанными с периодом спада в появлении особей груши.

Распространение древесно-кустарниковых пород в зависимости от рельефа, характера почвенных условий и травянистой растительности пока-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика древесно-кустарниковых пород залежи по их общему состоянию, плодоношению и повреждаемости[1]

	Всего	В том числе							
		по состоянию			по поврежденности				плодоносящих
		здоровые	суховершинные	сухие	всего	в том числе: зайцем	лосем	сломаны	
Pyrus communis	116/100	112/96.5	3/2.6	1/0.9	14/21.1	9/7.7	2/1.8	3/2.6	5/4.3
Malus silvestris	25/100	15/60.0	6/24.0	4/16.0	—	—	—	—	1/4.0
Cerasus vulgaris	73/100	64/87.7	3/4.1	6/8.2	—	—	—	—	12/16.4
Salix triandra, *S. caprea*	4/100	3/75.0	1/25.0	—	—	—	—	—	—
Ulmus foliacea	10/100	7/70.0	2/20.0	1/10.0	—	—	—	—	—
Acer negundo	1/100	1/100.0	—	—	—	—	—	—	1/100.0
Padus racemosa	1/100	1/100.0	—	—	—	—	—	—	1/100.0
Sorbus aucuparia	7/100	1/14.3	—	—	6/85.7	6/85.7	—	—	1/14.0
Cerasus fruticosa	1636/100	1300/95.4	32/2.3	31/2.3	—	—	—	—	389/28.8
Rosa canina, *R. mollis*	58/100	31/53.6	22/37.9	5/8.6	—	—	—	—	11/19.0
Prunus spinosa	82/100	79/96.0	—	8/4.0	—	—	—	—	19/23.2
Cytisus ruthenicus	54/100	54/100.0	—	—	—	—	—	—	35/65.0
Frangula alnis	2/100	2/100.0	—	—	—	—	—	—	—
Amygdalus nana	2/100	2/100.0	—	—	—	—	—	—	—

зано на рис. 2, из которого видно, что древесно-кустарниковая растительность приурочена преимущественно к водоразделу и приводораздельному склону. Кривая, характеризующая древесно-кустарниковый полог, многовершинна, резкие снижения величины площади проекций крон обычно совпадают с границами различных ассоциаций залежи: например, с границей перисто-ковыльной и земляничной, земляничной и наземновейниковой и других ассоциаций.

Многовершинность кривой проективного покрытия крон свидетельствует о разнокачественности и чередовании благоприятных и менее благоприятных почвенных (гидрологических, физических и др.) условий по профилю, обусловливающих в свою очередь особенности растительного покрова залежи, его пятнистость.

Так, кривая глубины вскипания карбонатов почвы (степень их перерытости) синхронна кривой распределения проективного полога деревьев

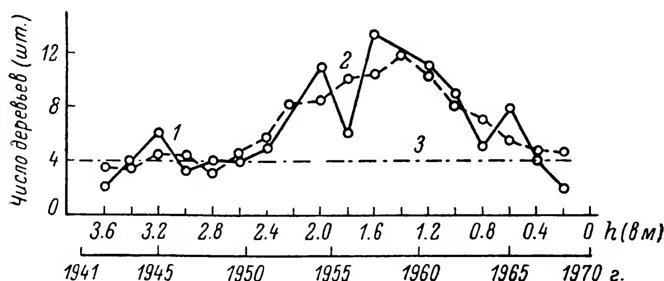


Рис. 1. Распределение числа деревцов груши по возрасту и ступеням высот на некосимой залежи в Центрально-Черноземном заповеднике.

Число деревцов груши: 1 — эмпирическое; 2 — выравненное; 3 — среднее.

и кустарников. На водораздельных участках профиля с особенно высокой перерытостью почв (близкое к дневной поверхности вскипание карбонатов) насыщенность площади проективным покрытием наиболее значительна. Участки профиля с глубоким вскипанием (до степени его отсутствия в 3-метровом слое), как например на 200—250 м и 400—475 м по профилю водораздела, оказываются почти лишенными древесно-кустарникового полога. Из этого вытекает, что деятельность землероев приводит к таким глубоким изменениям в почве, которые делают ее пригодной для поселения деревьев и кустарников.

Примечательна также синхронность кривых проективного покрытия деревьев и кустарников, с той лишь разницей, что кривая кустарников оказалась смещенной к югу в среднем на 50—150 м, а значения максимумов проективного покрытия смещены на 200 м. Этим определяется четкое различие в размещении кустарниковой фракции дендрофлоры залежи, явно сдвинутой в сторону приводораздельного склона. Таким образом, кустарники занимают независимо от деревьев свойственные им экологические ниши более южного контура, как бы определяя тем самым свою буферную или кустарниково-опушечную позицию, предваряя появление деревьев и исполняя пионерную роль в процессах возможной лесной экспансии будущего.

Сингенетические сукцессии фитоценозов залежи представлены инициальными процессами облесения, в которых можно констатировать, в понимании В. Н. Сукачева (1964 : 461), межвидовую борьбу между видами древесно-кустарниковой растительности и видами травяной растительности. В этих взаимоотношениях кустарники имеют ряд преимуществ перед деревьями (корнеотпрысковое размножение и скороспелость), что приводит к форсированному формированию генетически сложившихся ценозов — вишенников группы F_{neutr} (по Бельгарду, 1971). В группе

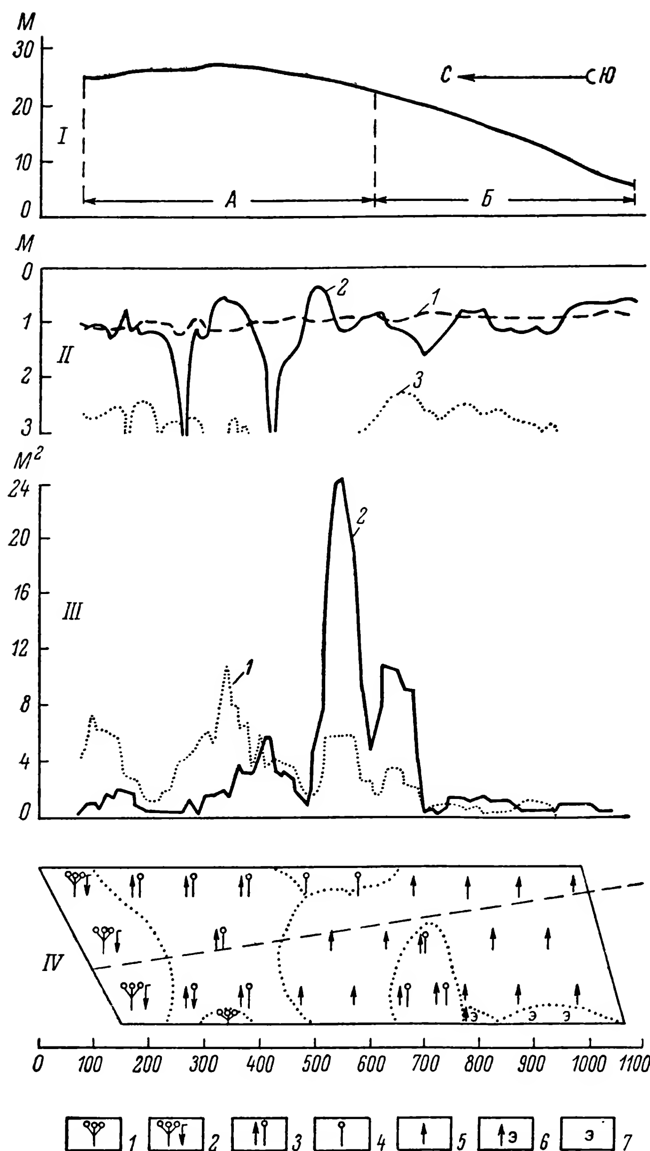


Рис. 2. Рельеф, почвенная и геоботаническая характеристика некосимой залежи в Центрально-Черноземном заповеднике.

I — профиль макрорельефа (нивелировка 1971 г.; масштаб: горизонтальный 1 : 5000, вертикальный 1 : 500); *А* — водораздел; *Б* — приводораздельный склон. *II — почвенный профиль* (выполнен мл. научн. сотр. заповедника Е. П. Пименовым, 1971). *1* — нижняя граница гумусового горизонта; *2* — верхняя граница вскипания от HCl; *3* — граница смены верхнего тяжелого суглинка средним. *III — изменение площади проекций крон по профилю: 1* — деревьев, *2* — кустарников. *IV — геоботаническая характеристика залежи (план); ассоциации: 1* — земляничная: *2* — перистоковыльно-земляничная; *3* — луговоразнотравно-наземновейниковая; *4* — луговоразнотравно-перистоковыльная; *5* — наземновейниковая (с *Calamagrostis epigeios* Roth); *6* — луговоразнотравно-эспарцетовая; *7* — эспарцетово-наземновейниковая. *Штриховая линия* — маршрут почвенного обследования и нивелирования (характеристика дана по отчету Ю. Н. Нешатаева, 1968—1969 гг.).

кустарников с общим их проективным покрытием 370.3 м² на долю зарослей почти целиком из *Cerasus fruticosa* приходится 254.3 м² (табл. 1).

Размеры древесно-кустарниковых зарослей за 29 лет их формирования на залежи показаны в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Число и размеры древесно-кустарниковых зарослей 29-летней залежи (по породам)

Площадь (в м²)	Число зарослей							
	Cerasus fruticosa	*Cytisus ruthenicus*	*Rosa canina*, *R. mollis*	*Prunus spinosa*	*Frangula alnus*	*Cerasus vulgaris*	всего шт.	всего в %
< 1.0	34	6	5	5	—	1	51	44.3
1.1—5.0	40	1	1	3	1	4	50	43.4
5.1—10.0	5	—	1	—	—	1	7	6.0
10.1—15.0	4	—	—	—	—	1	5	4.3
15.1—20.0	—	—	—	—	—	—	—	—
20.1—25.0	1	—	—	—	—	—	1	1.0
> 25.0	1	—	—	—	—	—	1	1.0
Итого:	85	7	7	8	1	7	115	100

Как видно из этих данных, основная часть зарослей (87.7%) имеет размеры до 5 м², хотя уже сформировались весьма значительные по площади вишенники (свыше 25 м²). Это указывает, что незначительные по величине кустарниковые ценозы обнаруживают большую потенцию расширения и влияния на фитоценотический строй растительности залежи.

Выяснив видовой состав дендрофлоры залежи, определив закономерности сложения, распределения и расселения видов, рассмотрим факторы инспермации и диссеминации.

Потенциальным источником семязачатков деревьев и кустарников явились в основном два очага — дерезняки (вишенники, бобовники и терновники) Барыбина лога на южной оконечности залежи и посадки заброшенной усадьбы, расположенных черезполосно в 950 м к северо-востоку от обследованного участка залежи. Оба очага набором древесно-кустарниковых пород почти полностью соответствуют дендрофлоре залежи. Подтверждением этому может служить достаточно широкое распространение на залежи *Cerasus vulgaris*, произрастающей в ближайшей округе только на заброшенной усадьбе. Из состава дендрофлоры усадьбы на залежи не получили распространения *Aesculus hippocastanum* L., *Prunus domestica* L., *Rubus idaeus* L. и виды *Populus* L.

Характеризуя видовой состав естественного подроста залежи в Каменной степи (Воронежская область), Н. С. Камышев (1948) отмечает 13 деревьев и кустарников (в том числе 8 видов, свойственных нашей залежи) распространившихся, по данным Т. И. Исаченко (1949 г.), из соседних лесопосадок.

Данные о способах и дальности распространения семязачатков деревьев и кустарников приведены в табл. 4.

Из таблицы видно, что 10 (77%) видов деревьев и кустарников — зоохоры, а 3 (23%) — анемохоры, преобладают зоохоры. 8 зоохоров имеют сочные и привлекательные для животных плоды и являются эндозоохорами.

Несмотря на большое внимание биологов к вопросам зоохории, достаточная ясность в этих важных и тесных взаимоотношениях между растениями и животными отсутствует (Левина, 1967).

В процессе обследования естественного распространения деревьев и кустарников залежи нами было подмечено местами кучное, как бы многоствольное расположение корнесобственных деревцов груш и яблонь (табл. 5), что явно указывает на проявление эндозоохории.

Как видно из табл. 5, встречи одиночных деревцов имеют меньшее распространение, что позволяет заключить о преобладании кучного за-

ТАБЛИЦА 4

Типы плодов, способы и дальность естественного заноса семян на залежь «Дальнее поле»

Порода	Тип плода [1]	Способ распространения	Дальность приноса (в км)
Pyrus communis	Яблоко	Зоохор-эндозоохор	0.95—1.30
Malus silvestris	»	»	1.00—1.30
Sorbus aucuparia	»	»	1.00—1.10
Padus racemosa	Сочная однокостянка	»	?
Cerasus vulgaris	» »	»	1.15
Prunus spinosa	» »	»	0.85
Frangula alnus	Сочная костянка	»	?
Amygdalus nana	Сухая костянка	Зоохор-сизоохор	0.45
Rosa canina, *R. mollis*	Многоорешек	Зоохор-эндозоохор	?
Cytisus ruthenicus	Боб	Зоохор-синзоохор (мирмекохор)	0.50
Salix triandra, *S. caprea*	Коробочка	Эуанемохор — семена парящие	1.00—1.30
Ulmus foliacea	Крылатка	Эуанемохор — семена планирующие	?
Acer negundo	Двукрылатка	То же	1.10

носа семян груши и яблони. Многоствольный характер деревьев груши и яблони в лесостепи, как их яркую особенность отмечает также Н. Ф. Комаров (1951 : 244), но он истолковывает это явление как следствие повреждения самосева при покосе и выпасе. Лучшим доказательством противного служит такая же характерная многоствольность этих пород в заповеднике, где выпаса и сенокошения на залежи заведомо не производилось. Занос семян с фекалиями достаточно крупных животных, таких обитателей заповедника, как лисица, барсук, хорь, куница и др., определяет высокую плотность кучного размещения всходов и деревцов; такая кучность легко принимается за многоствольность одной особи.

ТАБЛИЦА 5

Кучность размещения деревцов груши и яблони на залежи

Порода	Всего растений (шт.)	В том числе по									Итого встреч по 2—13 растениям (в %)
		1	2	3	4	5	6	7	10	13	
Pyrus communis . . .	115	41	12	4	1	1	2	1	1	—	64.4
Malus silvestris . . .	25	8	—	—	1	—	—	—	—	1	68.0
Итого	140	49	12	4	2	1	2	1	1	1	65.2

По наблюдениям Б. В. Образцова (1961), в Центрально-Черноземном заповеднике в 14 (из 18) собранных осенне-зимних фекалиях лисицы содержалось косточек терна 38, семян груши 168 и яблони 83, а их жизнеспособность составила соответственно 80, 60 и 60%. В заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области 49 (из 56) августовских экскрементов лисицы состояли исключительно из остатков яблок и груш, 6 — из остатков слив и 1 — из остатков терна; 4 (из 5) экскрементов барсука были представлены остатками яблок и груш, а 1 — остатками слив (Новиков, 1959).

Турчек (Turček, 1967) в своей монографической сводке о роли животных в распространении семязачатков древесных пород подчеркивает, что основное значение в этом процессе для семян со съедобными плодами играют хищники, так как через их кишечный тракт семена проходят, не разрушаясь.

[1] Терминология приведена по Р. Е. Левиной (1967).

В Центрально-Черноземном заповеднике (Елисеева, 1971) плоды древесно-кустарниковых пород в экскрементах лисицы составляют 28.4% среднегодовых встреч, а в сентябре—декабре явно преобладают (57.4—71.0%).

По нашим данным,[1] полученным в 1970 г., жизнеспособность семян груши из экскрементов барсука составила 95%, лисицы — 90% и в контроле — 94%.

Наличие очагов инспермаций и ее активных агентов является первым условием успеха распространения семязачатков. Столь же важное условие — сохранность привнесенных семян от уничтожения их мышевидными грызунами, которые, как правило, нацело поедают их запасы (Новиков, 1951 г; Образцов, 1961; Turček, 1967). Заметим, что численность мышевидных грызунов на некосимых участках Центрально-Черноземного заповедника исключительно высока и в среднем в 33.6 раза выше, чем на участках с косимым режимом (Елисеева, 1965). Не случайно, что на некосимой залежи под давно и обильно плодоносящими деревцами груши естественное возобновление нами не отмечено в результате полного уничтожения семян мышевидными грызунами.

В таких сложных условиях сохранность привнесенных семязачатков древесных пород обеспечивается самими животными. Подмечено, что семена в экскрементах хищников преимущественно сохраняются от полного поедания мышевидными грызунами. Нами (совместно с В. И. Елисеевой) в эксперименте (предварительные данные) удалось выяснить, что серая полевка, например, более охотно поедает контрольный образец семян груши, чем семена в фекалиях лисы, барсука и хорька. Даже при вынужденном голодании зверьков, в экскрементах всегда обнаруживается некоторый остаток полноценных, нетронутых семян. Очень важным обстоятельством при эндозоохории является и тот факт, что хищники оставляют экскременты преимущественно на таких взрыхленных и лишенных плотной дернины местах, какими являются выбросы из нор слепыша, кочки, заброшенные муравейники и другие благоприятные для укоренения и развития сеянцев места. Поэтому роль эндозоохории в лесной экспансии трудно переоценить. Так, синзоохорные породы с достаточно сухими плодами (*Amygdalus nana* L. и *Cytisus ruthenicus* Fisch.) имеют не только наименьшую дальность приноса (до 450 м) по сравнению с эндозоохорами (850—1300 м), но и меньшую сохранность семян, менее благоприятные условия существования всходов и сеянцев, а в результате совершенно незначительное распространение на залежи. Анемохорные породы по сравнению с синзоохорными имеют преимущество по дальности разноса (наравне с эндозоохорами) и меньшей доступности их семян мышевидным грызунам (сложность поиска привнесенных семязачатков), но семязачатки анемохоров имеют мало вероятности достичь поверхности почвы, покрытой на некосимой залежи мощным слоем степного войлока. Судя по развитию анемохорных пород на залежи (их высота), а также наблюдениям С. С. Левицкого, они активно распространялись там на первой (бурьянистой) стадии зацелинения при отсутствии степного войлока и плотной степной дернины. В целом, эффективность рассмотренных способов заноса семян хорошо оценивается проективным покрытием древесно-кустарникового полога (табл. 1), в котором на долю эндозоохорных пород приходится 88.4%, анемохорных — 9.6%, синзоохорных — 2.0%. Таким образом, условия и характер заноса семян, условия их сохранности от мышевидных грызунов являются определяющими в процессах лесной инвазии в степь.

Заключение

Сингенетические сукцессии 29-летнего зацелинения залежи характеризуются инвазией древесно-кустарниковых пород, среди которых ведущая роль принадлежит *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron. и *Pyrus commu-*

[1] Анализ выполнен сотрудниками Курской контрольно-семенной станции.

nis L. Выявлена четкая приуроченность деревьев к водоразделу. Кустарники занимают более южные экологические ниши, размещаясь отчасти на приводораздельном склоне. Установлена прямая зависимость распространения деревьев и кустарников от степени перерытости почв землероями. На таких перерытых высоко вскипающих черноземах и размещается преимущественно пионерная древесно-кустарниковая растительность. Генезис деревьев и генезис кустарников на данной стадии различен: деревья на залежи размещены диффузно и развиваются индивидуально, кустарники образуют плотные сомкнутые фрагменты формаций, преимущественно вишенников. Внедрение на залежь древесно-кустарниковых пород следует считать инициальной стадией облесения. В дальнейшем следует ожидать существенного расширения позиций древесно-кустарниковых пород на залежи.

В распространении семязачатков деревьев и кустарниковых пород основное значение имеет зоохория, а в ее пределах эндозоохория как непременное условие привнесения и сохранения семян на залежи. Агентами эндозоохории выступают лесостепные млекопитающие: лисица, барсук, хорек и др. Анемохория и синзоохория древесных пород на залежи играют лишь сопутствующую роль. Мощным фактором сдерживания и ограничения лесной экспансии на залежи выступают мышевидные грызуны — потребители семян и дендрофильные животные (заяц). Процесс зацелинения залежи и становления коренной степной растительности сам по себе является важным фактором, препятствующим лесной инвазии на залежь.

Выявленные тесные и разносторонние связи жизнеобеспечения между древесно-кустарниковой растительностью и лесостепными животными требуют дальнейшего углубленного изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В., Л. В. Кудряшов, В. С. Говорухин. (1957). География растений. — Бельгард А. Л. (1971). Степное лесоразведение. — Герцык В. В. (1965). Изучение физико-химических свойств разновозрастных пашен и залежей. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., XI. — Елисеева В. И. (1965). Распределение мышевидных грызунов в основных биотопах Центрально-Черноземного заповедника и динамика численности ведущих видов. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., VIII. — Елисеева В. И. (1971). Питание и динамика численности лисицы в Центрально-Черноземном заповеднике. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., XI. — Жучков Н. Д. (1946). Ботаническое описание урочища «Дальнее поле» Казацкой степи Центрально-Черноземного заповедника. Рукопись.[1] Фонд научн. библ. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., Инв. № 65-р. — Зозулин Г. М. (1951). Летопись природы. 4. Рукопись. Фонд научн. библ. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. Инв. № 115-р. — Исаченко Т. И. (1948). О естественном расселении древесно-кустарниковых пород в Каменной степи. Бот. ж., 35. 3. — Камышев Н. С. (1948). Динамика растительного покрова степной залежи в условиях Каменной степи. Тр. Воронежск. гос. унив., XVI, 1. — Комаров Н. Ф. (1951). Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. Зап. Всесоюзн. геогр., общ., 13. — Куркин К. А. (1966). Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. В сб.: Естественные кормовые угодья СССР. Тр. МОИП, XXVII. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В сб.: Растительность СССР, II. — Левина Р. Е. (1967). Плоды. — Левицкий С. С. (1950). Наблюдения за растительностью Дальнего поля за 1950 г. Рукопись. Фонд научн. библ. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., Инв. № 94-2-р. — Левицкий С. С. (1951). Наблюдения за восстановлением залежи на урочище «Дальнее поле». Рукопись. Фонд научн. библ. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. Инв. № 94—1-р. — Левицкий С. С. (1957). Список сосудистых растений Центрально-Черноземного государственного заповедника. Тр. Центр.-Черноземного гос. заповедн., IV. — Нешатаев Ю. Н. (1968—1969). Геоботаническое обследование Казацкого участка Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Рукопись. Фонд научн. библ. Центр.-Черноземн. гос. заповедн. Инв. № 308—3-р. — Новиков Г. Н. (1959). Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. — Образцов Б. В. (1956). О роли животных в облесении степей. Природа, 4. — Образцов Б. В. (1961). Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи. Сообщ. Лабор. лесоведения АН СССР, 3. — Падеревская М. И. (1970). Некоторые особенности Казацкой степи и ее продуктивность. Уч. зап. Курск. гос. педагог. инст., 67. — Семенова-

[1] Библиография приведенных рукописей опубликована, см. «Библиография рукописей, хранящихся в библиотечном фонде Центрально-Черноземного заповедника». Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., II, М., 1971.

Тян-Шанская. А. М. (1965). Изменение фитоклимата травянистых сообществ при разных способах использования. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедн., IX. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Соколов С. Я., О. А. Связева. (1965). География древесных растений. Деревья и кустарники СССР, VII. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1964). Основы лесной биогеоценологии — Талиев В. И. (1913). Введение в ботаническое исследование Харьковской губернии. — Целищева Л. К. и Е. К. Дайнеко. (1967). Очерк почв Стрелецкого участка Центрально-Черноземного государственного заповедника, 10. — Turček F. J. (1967). Ökologische Beziechungen der Säugetiere und Gehölze.

Центрально-Черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина.

(Получено 20 XII 1971)

SUMMARY

II tree and 5 bush species, mainly *Pirus communis* L. and *Cerasus fruticosa* (Pall.) G. Woron., the general projective cover of their canopy making 0.22% of the area were spread on the long fallow land, not cultivated during 29 years. Location of trees and bushes strictly corresponds to the watershed and soils, dug up by animals. Settling of trees and bushes is determined mainly by endozoochory (fox, badger, polecat), providing preservation of seeds; mouse-like rodents of the long fallow are the factor, limiting the forest expansion.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 003.62 : (089) 582.32

И. Д. Кильдюшевский

ОБ УНИФИКАЦИИ ОБОЗНАЧЕНИЙ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ ПРИ СБОРАХ МОХООБРАЗНЫХ

I. D. KILDYUSHEVSKY. ON THE UNIFICATION OF DESIGNATION OF ENVIRONMENT IN COLLECTIONS OF BRYOPHYTA

Отсутствие единообразия в обозначении условий местообитаний затрудняет выявление экологии отдельных видов мохообразных. Предлагается десятичная система, обеспечивающая возможность обработки данных на счетнорешающих устройствах или занесение их на перфокарты, а также единство в понимании отдельных местообитаний. Обсуждается значение ее для углубленного изучения мхов и намечаются перспективы дальнейших исследований флоры мохообразных.

При сборах мохообразных, а в значительной степени и представителей других групп растительного царства, сведения о местообитании указываются обычно весьма лаконично и без какого-либо единообразия, а нередко и вовсе отсутствуют. Это затрудняет сопоставление сборов отдельных коллекторов и, что еще важнее, почти исключает возможность делать на основании их достаточно объективные заключения об экологии отдельных видов. В силу этого не приходится удивляться тому, что вопросы экологии видов мохообразных относятся к категории весьма слабо освещенных в ботанической литературе.

В век, когда развитие наук идет во все убыстряющихся темпах, прежние методы «кустарного» анализа получаемых результатов все чаще уступают место более усовершенствованным — занесению этих данных на перфокарты и обработке при помощи счетнорешающих устройств. То и другое требует абсолютного единства в трактовке и обозначении изучаемых явлений природы.

Территория Коми республики, на которой протекала деятельность автора настоящей статьи на протяжении последних лет, представляется весьма удобной для разработки единой системы местообитаний. Она охватывает пространство от зоны типичных тундр до южной тайги и от обширных плакоров до ледников Полярного и Приполярного Урала. В процессе планомерного изучения бриофлоры этой территории автор имел возможность ознакомиться со всеми ее основными растительными группировками и соответственно типами местообитаний. Выяснилось, что число этих местообитаний не так уж и велико и может быть сведено в систему, которая и предлагается вниманию читателей. Не считая ее, конечно, лишенной недостатков, автор полагает, что она может послужить основой для создания более совершенной системы, охватывающей все мыслимое многообразие условий местообитаний на территории Советского Союза.

Но сначала сделаем несколько вводных замечаний. На участках поверхности без сложившегося растительного покрова условия существования мохообразных определяются факторами мертвой среды — условиями водоснабжения, освещения и теплообмена. Набор таких местообитаний сравнительно невелик, и видовой состав мохообразных в пределах одного местообитания довольно однороден.

Другое дело —сформировавшиеся ценозы, где нередко уживаются виды с весьма различными экологическими потребностями. Последнее стано-

вится возможным благодаря тому, что среда обитания разбивается на несколько экологических ниш. Вот эти-то ниши и должны учитываться при сборах, тем более что они нередко повторяются в разных фитоценозах. нося, однако, специфический отпечаток данного растительного сообщества. Таким образом, для того чтобы дать представление об условиях существования, этикетка должна содержать в случае развитой растительности сведения об элементе макрорельефа, экологической нише и растительной группировке.

Каждое местообитание обозначается цифровым индексом — двузначным при более простых случаях и трехзначным в большинстве фитоценозов. Дробить систему дальше, вводя четвертый знак, указывая, например, древесную породу, на стволах которой растет мох, вряд ли целесообразно; давая сравнительно немного новой информации, это чрезвычайно усложнило бы занесение данных на перфокарты. Все дополнительные сведения могут быть отражены на этикетке словесно и использованы при обработке материала.

Система местообитаний

0. Пионерная растительность.
   - 01. Речные берега и их откосы.
   - 02. Взлобки склонов.
   - 03. Основания склонов с долго залеживающимся снегом.
   - 04. Земляные насыпи и выемки; слабо задернованные склоны.
   - 05. Обочины дорог и тропинок.
   - 06. Ветровальные ямы.
   - 07. Стенки и дно канав.
   - 08. Возделанная почва полей и огородов.
   - 09. Крыши и стены строений.

1. Зоогенная и антропогенная растительность.
   - 11. Гари. Кострища.
   - 12. Вырубки.
   - 13. Выгоны и другие скотобойные места.
   - 14. Чумовища и другие стоянки кочевников.
   - 15. Птичьи базары.
   - 16. Помет и другие остатки жизнедеятельности животных.
   - 17. Выгребы земли у нор землероев.
   - 18. Сорные места.
   - 19. Обнажения торфа.

2. На камнях и скалах.
   - 21. На поверхности камней.
   - 22. На мелкоземе между камней.
   - 23. На сухих скалах.
   - 24. На камнях по берегам рек и озер.
   - 25. На сырых скалах.
   - 26. В трещинах скал.
   - 27. На камнях и скалах, увлажняемых водой снежников.
   - 28. На осыпях и россыпях.
   - 29. На задернованных площадках среди скал.

3. В воде и у воды.
   - 31. В быстротекущей воде.
   - 32. На берегах ручьев.
   - 33. На древесине в воде и над водой ручьев.
   - 34. На камнях и галечниках в воде ручьев.
   - 35. В воде прибрежной зоны озер и рек.
   - 36. На сплавинах.
   - 37. В воде, наполняющей канавы и рвы.
   - 38. На сырой почве у воды.
   - 39. На дне водоемов.

4. Луга.
   - 41. Луга поемные.
     - 411. На ровных местах.
     - 412. На кочках.
     - 413. Между кочек.
     - 414. На камнях.
   - 42. Луга суходольные.
     - 421. На ровных местах.
     - 422. На кочках.
     - 423. Между кочек.
     - 424. На камнях.
   - 43. Травянистые поляны в лесах и кустарниках.
     - 431. На ровных местах.
     - 432. На кочках.
     - 433. Между кочек.
     - 434. На камнях.
   - 44. Луга сеяные.
   - 45. Лужайки у ключей по берегам рек.
   - 46. Сырые приморские луга («марши»).
   - 47. Луга на береговых приморских валах («кошки»).
   - 48. Луга у снежников (альпийские лужайки).

5. Болота и заболоченные водораздельные редины леса.
  51. На ровных местах («коврах»).
    511. Олиготрофных участков.
    512. Мезотрофных »
    513. Эутрофных »
  52. На кочках и других мелких повышениях.
    521. Олиготрофных участков.
    522. Мезотрофных »
    523. Эутрофных »
  53. Между кочек и на стенках ямок.
    531. Олиготрофных участков.
    532. Мезотрофных »
    533. Эутрофных »
  54. В углублениях с водой (мочажины, озерки, топи, ямки).
    541. Олиготрофных участков.
    542. Мезотрофных »
    543. Эутрофных »
  55. В сырых понижениях (без воды на поверхности).
    551. Олиготрофных участков.
    552. Мезотрофных »
    553. Эутрофных
  56. На грядах, буграх, валиках.
    561. Олиготрофных участков.
    562. Мезотрофных »
    563. Эутрофных »
  57. На стволиках и у оснований пеньков.
  58. На гнилой древесине.
  59. На деградирующем торфе.
6. Кустарники.
  61. На ровных местах.
    611. Сухих.
    612. Умеренно влажных
    613. Сырых.
  62. На кочках и других повышениях.
    621. Сухих.
    622. Умеренно влажных.
    623. Сырых.
  63. Между кочек.
  64. На камнях.
  65. В сырых понижениях.
  66. На стволиках.
  67. У оснований стволиков.
  68. На гнилой древесине.
  69. На лежачих стволах.
7. Арктические пустыни, тундры и полигональные болота.
  71. На ровных местах.
    711. Сухих.
    712. Умеренно влажных.
    713. Сырых.
  72. На кочках.
    721. Сухих.
    722. Умеренно влажных.
    723. Сырых.
  73. Между кочек.
  74. На камнях.
  75. В углублениях с водой.
  76. На буграх и валиках.
  77. В трещинах.
  78. На пятнах голого грунта.
8. Редколесья и леса.
  81. На ровных местах.
    811. На сухой почве.
    812. На умеренно влажной почве.
    813. На сырой почве.
  82. На кочках и других повышениях.
    821. Сухих.
    822. Умеренно влажных.
    823. Сырых.
  83. Между кочек и на стенках ямок.
  84. На камнях.
  85. В плоских сырых понижениях.
  86. В ямках с водой.
  87. На древесине.
    874. На заиленых стволах.
    875. На пнях.
    876. На стволах и ветвях.
    877. У оснований стволов и пней.
    878. На гнилой древесине.
    879. На лежачих стволах.

Для пионерной растительности характерна первичность субстрата и частое его обновление, исключающее возможность смен. Мириться с этими условиями могут лишь виды, обильно размножающиеся вегетативно, или эфемеры. Видовой состав флоры этих местообитаний часто весьма специфичен, поскольку при наличии общих черт каждое местообитание характеризуется все же специфической экологической обстановкой (как, впрочем, и каждое из местообитаний других типов). Отметим особенности местообитаний различных типов.

0. Пионерная растительность. 01. Крайняя подвижность субстрата, обновляющегося во время половодий или при сносе частиц делювиальными водами. Отсюда недолговечность поселений мхов, их обычная стерильность. 02. Снос снега в зимнее время, резкие колебания температуры, сухость; все это обусловливает выживаемость лишь

наиболее неприхотливых мхов. 03. Сокращенный период вегетации вследствие позднего схода снега, сравнительно высокая температура зимой, повышенное увлажнение. 04. Подвижность субстрата, сухость. 05. Легкость заноса зачатков из других мест, частое повреждение дерновинок мхов колесами экипажей и копытами животных. 06. Повышенное увлажнение, затенение. 07. Переменный водный режим: периоды избыточного увлажнения сменяются периодами иссушения. Довольно высокая степень затенения. 08. Ежегодное возобновление субстрата, благодаря чему здесь могут существовать почти исключительно лишь эфемеры. 09. Крайняя изменчивость температурных условий и условий увлажнения не только в разные времена года, но и в течение одних суток. Загрязнение вредными для растений соединениями дыма и газов, выделяющихся из печных труб.

1. Зоогенная и антропогенная растительность. Отграничить этот тип растительности от пионерной нелегко. Так, например, гари и вырубки на первых стадиях заселяются пионерными видами, но позднее моховой покров их принимает более стабильный характер. Субстрат здесь также зачастую является первичным, лишенным развитого растительного покрова. Самое характерное для этого типа местообитаний — это обогащение почвы зольными и азотистыми веществами, обусловленное деятельностью человека и животных. Входящие сюда местообитания хорошо отграничены друг от друга и не требуют каких-либо пояснений. Исключение составляет пункт 19, обнажения торфа по берегам рек. Присоединен он сюда отчасти довольно искусственно, так как если здесь и наблюдается обогащение субстрата азотом, то не за счет человека или животных, а благодаря разложению растительных остатков.

2. На камнях и скалах. К типу камней и скал относится лишь растительность на значительных скоплениях камней, но отнюдь не отдельно лежащих камней. Моховая растительность последних мало специфична, так как является результатом «наползания» на камни мхов с соседних участков земли. Основное ядро видов составляют ксерофиты. Зачастую проявляется приуроченность отдельных видов к горным породам определенного химического состава, поэтому при наличии соответствующих знаний необходимо при сборах отмечать название горной породы. Для этого типа местообитаний характерны резкие колебания температуры, степени увлажнения и инсоляции. Относящиеся сюда местообитания также достаточно хорошо очерчены. Пояснения требует лишь пункт 29, — такого характера субстрат наблюдается на достаточно выветрившихся останцах, где наряду с выступами скал есть крупные скопления песчаного и глинистого грунта перемешанного с камнями.

3. В воде и у воды. Под этой рубрикой объеденены местообитания, характеризующиеся текучестью воды или наличием достаточно большого водного зеркала. Преобладают гигро- и гидрофиты. Освещение чаще всего ослабленное. Из этого типа исключены мелкие понижения с водой (межкочечные пространства, мочажины), где избыток влаги часто сменяется обсыханием, или же понижения уровня воды сменяются повышениями и обратно. К местообитанию 31 относятся растения, прикрепленные ко дну и целиком погруженные в воду, тогда как пункт 34 объединяет растения, обрастающие камни, то погруженные в воду, то обсыхающие. Пункт 33 аналогичен предыдущему, но субстратом служит древесина. Такие условия весьма обычны по лесным ручьям. Остальные местообитания понятны без пояснений.

Условия обитания, относящиеся к четырем охарактеризованным выше типам, связаны одной общей чертой, — они, по существу, интразональны. Здесь нет сложившихся растительных группировок, или они представлены небольшими по размеру участками, или же растительность существует кратковременно, носит характер кратковременных смен. Микрорельеф не выражен, неровности, если они есть, не представляют собой правильного чередования участков различной высоты.

4. Луга. В случае обитания мхов в развитых растительных группировках число экологических ниш неизмеримо возрастает, благодаря

чему нередко приходится прибегать, как в данном случае, к трехзначным индексам.

Для лугов наибольшее значение имеет их водный режим, он и положен в основу их первого деления· В пойме большую роль играют наилки, погребающие под собой растительность, развившуюся в предыдущие годы. Моховая флора состоит поэтому из пионеров и видов, способных пробиться сквозь слой ила. Вторым важным фактором здесь является микрорельеф. В зависимости от того, растет ли мох на ровном месте, на кочках, между кочек или на камнях, меняется мощность наилков, условия освещения и температурный режим, что не может не сказаться на подборе видов. На суходолах наилки практически не играют никакой роли. Более равномерны, чем в предыдущих типах местообитаний, и другие факторы микросреды (освещение, температура, аэрация и пр.) в течение вегетационного сезона. Видовое многообразие мхов невелико. Гораздо богаче представлены мхи на лесных полянках, где, кроме луговых видов, немало выходцев из лесов и кустарников. На сеяных лугах мощным фактором являются более или менее регулярно вносимые удобрения, улучшающие рост трав (а тем самым повышающие затенение и обостряющие борьбу за место) и угнетающие мхи. Поверхностной обработкой микрорельеф бывает обычно сглажен. На берегах рек, в местах выходов на поверхность ключей, образуются лужайки, которые также следует отнести к луговому типу. Остальные три местообитания не могут быть смешаны ни с чем другим.

Г. Болота и заболоченные водораздельные редины леса. Для болотного типа растительности до сих пор, кажется, не дано четкого определения, отграничивающего его от других типов растительности. Рационально включить сюда и редины леса (на топографических картах они обозначаются как болота), и некоторые типы тундр (например, морошковую тундру), в общем все местообитания с избыточным увлажнением и обильными сфагнами. Для распределения мхов на болотах главнейшее значение имеет микрорельеф. Второй важный момент — трофность болота. При этом под олиготрофными понимаются водораздельные участки, где нет привноса питательных веществ извне. В противоположность им, эутрофные участки находятся в зоне регулярного затопления вешними водами. В этом отношении они близки к поемным лугам, отличаясь от них характером растительности (господство осок и сфагнов). К мезотрофным местообитаниям следует относить такие, где иногда возможно затопление. Особо следует выделить бугры с деградирующим торфом, от местообитания 19 (обнажения торфа по берегам) они отличаются местоположением (на водоразделах) и более высоким увлажнением, худшей аэрацией и отсутствием привноса питательных веществ. Кроме этих местообитаний, мхи на облесенных болотах могут расти на стволах деревьев и у оснований пеньков.

6. Кустарники. Подобно болотам кустарники в значительной степени интразональны и по этому признаку должны быть поставлены рядом с ними, но по экологической обстановке они гораздо ближе к лесам. Нередко их почти невозможно отграничить от лесных фитоценозов. Примером могут служить сообщества крупных ив или высокоствольные ольховники, которые с одинаковым успехом могут быть названы и лесом, и кустарниками. Здесь следует различать экологические ниши, приуроченные к поверхности почвы и к древесному субстрату. В первом случае нужно учитывать также степень увлажнения, о которой можно судить по характеру травяного покрова, в частности по набору видов мхов. Все эти ниши не требуют особых пояснений.

7. Арктические пустыни, тундры и полигональные болота. Для арктических пустынь, тундр и полигональных болот количество экологических ниш сравнительно невелико и в большинстве случаев укладывается в двузначную систему. Основным фактором здесь является микрорельеф, учитывается и увлажнение.

8. Р е д к о л е с ь я и л е с а. Четкого разграничения редколесий и лесов, пожалуй, не существует. Для наших целей их можно объединить в один тип местообитаний. Принцип деления аналогичен таковому у кустарников, с большей, однако, детализацией экологических ниш на древесине.

Приведенная выше система местообитаний прошла долгий путь разработки, прежде чем она вылилась в нечто пригодное для практики. Ныне она применяется для вновь создаваемого гербария мхов Коми филиала АН СССР. На каждой этикетке обозначается индекс местообитания. Как показал выборочный просмотр материалов, собранных автором в 1970 г., списки видов местообитаний, обозначенных одним и тем же индексом, характеризуются значительной общностью, что говорит в пользу предлагаемой системы.

Схема охватывает территорию от полярных пустынь на севере до широколиственных лесов включительно на юге. Вероятно, она окажется частично пригодной и для зон, расположенных южнее. Для всех южных местообитаний, не укладывающихся в настоящую схему, зарезервирован индекс 9. Совместными усилиями бриологов, работающих в разных зонах, можно создать систему, охватывающую всю территорию Советского Союза.

Интересно отметить, что близкая по характеру система индексов разработана в Финляндии для классификации лесных и болотных группировок.

Наличие системы местообитаний позволит делать различные сопоставления в позональном разрезе. В пределах одной зоны можно будет сравнивать поведение одного и того же вида в различных условиях, устанавливать круг условий, в которых он может существовать, выявить крайние условия в экологическом ряду и оптимальные для данного вида условия. Сопоставляя такие данные для разных видов, легко будет определить экологические особенности мхов.

Остается отметить еще одно обстоятельство. До сих пор сборы мхов носили довольно случайный характер, если не во всех, то в большинстве случаев. Осуществлялись они преимущественно не специалистами-бриологами (которых очень мало), а армией геоботаников и других специалистов, преследовавших в своей работе практические цели. Сборы носили характер дополнения к описаниям растительности, собирались, как правило, самые вульгарные виды. В результате, как систематический состав бриофлоры нашей страны, так и географическое распространение видов мхов до сих пор известны нам очень неполно.

На смену таким стихийным сборам должно прийти изучение «конкретных» флор. Отдельные территории следует разбивать на квадраты с обследованием каждого из них. Наличие системы местообитаний может оказать в этом деле существенную пользу. Выявление конкретной флоры сведется к осмотру всех возможных в данном районе местообитаний, желательно в двух-, трехкратной повторности; это гарантирует значительную полноту сборов, немыслимую при осмотре случайно попадающихся на пути местообитаний.

Коми филиал
Академии наук СССР,
Сыктывкар.

(Получено 9 III 1970).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.45 (23) : 581.5

В. И. Василевич и А. Х. Лятифова

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СУБАЛЬПИЙСКОГО ЛУГА С ФАКТОРАМИ СРЕДЫ

V. I. VASILEVICH AND A. H. LYATIFOVA. SOME DATA ON THE DEPENDENCE OF SUBALPINE MEADOW VEGETATION ON ENVIRONMENTAL FACTORS

В статье рассматривается влияние на растительность экспозиции склона, положения на склоне и некоторых показателей химизма почв. Опыты ставились летом 1971 г. на Малом Кавказе (Дашкесанский район Азерб. ССР). Установлено, что экспозиция склона определяет 12.1% варьирования растительности, положение на склоне — 4.5%, а совместно они дают 45.0% варьирования; содержание в почве гумуса, подвижного фосфора, обменного калия и гидролизуемого азота оказывают примерно равное влияние на варьирование растительности (20—30%).

В последние годы появилось большое число работ, в которых ставится задача получить количественную характеристику тесноты связи растительности с факторами среды. Сейчас идет в основном накопление фактического материала и разработка методики, в связи с чем пока еще невозможно сделать какие-либо общие выводы. Одна из основных трудностей, с которыми столкнулись исследователи на данном этапе, заключается в том, что и растительность, и среда могут быть достаточно полно описаны лишь с помощью большого числа признаков. Сопоставление отдельных признаков растительности и среды дает громадное число коэффициентов связи, из которого трудно получить вывод о взаимозависимости растительности и среды в целом. Анализ главных компонент варьирования растительности, весьма популярный в ряде стран, не дал удовлетворительных результатов из-за нелинейности зависимостей между растительностью и средой (Swan, 1970; Noy-Meir a. Austin, 1970; Austin a. Noy-Meir, 1971; Jeglum и др., 1971).

Нам представляется перспективным использование дисперсионного анализа оценок сходства между пробными площадями, дающее возможность рассматривать связь растительности в целом с отдельными факторами среды (Боч и др., 1970, 1971).

Растительный покров гор является очень удобным объектом для подобного рода работ, так как здесь на небольшой площади мы можем найти значительное разнообразие растительных сообществ и условий среды. Изменения многих из них тесно связаны с рельефом, что позволяет использовать топографическое положение в качестве одной из существенных характеристик условий среды.

Материалы для данной работы были собраны на Малом Кавказе (Дашкесанский район Азерб. ССР), в окрестностях с. Хачбулаг, на высоте более 1800 м над. ур. м. По геоботаническому районированию Азербайджана, осуществленному Л.И. Прилипко (1970), исследованная территория относится к Гиналдаг-Диладагскому району высокогорных лугов и степей. Для сбора данных о связи растительности со средой была выбрана небольшая горка, на которой подробно исследовались склоны северной

и южной экспозиций. Первый склон имеет длину около 150 м и уклон в 10—15°, второй — длину около 130 м и уклон в 25—30°.

Для характеристики растительного покрова было заложено 200 учетных площадок размером 3×3 м. Они располагались на трансектах, идущих сверху вниз по склону; расстояния между площадками были равны 1 м. В пределах каждой учетной площадки закладывалось по 5 прямоугольников 0.2×0.5 м (4 по углам и 1 в центре учетной площадки), на которых определялось покрытие каждого вида. Учетные площадки 3×3 м по своим размерам соответствуют ценокванту (Василевич, 1971), т. е. такому участку, на котором выявляется достаточно точно локальное обилие всех видов сообщества, и растительность которых можно сопоставлять с определенными значениями факторов среды. Усреднение обилий видов в пределах ценокванта в значительной степени нивелирует случайные колебания и дает их значения, более правильно отражающие условия местообитания.

На всех 200 учетных площадках было зарегистрировано 59 видов растений. На северном склоне травяной покров более сомкнутый и дает наибольшую укосную массу (до 227.0 г/м²), а на южном склоне укосная масса составляет 105.0 г/м².

На северном склоне заметных границ в растительном покрове нет, хотя обилие ряда видов сверху вниз по склону меняется довольно сильно. Везде доминируют из злаков *Agrostis capillaris* L., *Zerna variegata* (M. B.) Nevski, *Poa pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Koeleria gracilis* Pers., *Lolium marschallii* Stev., а из разнотравья — *Ranunculus trisectilis* Ovcz., *Leontodon hispidus* L., *Alchimilla amicta* Juz., *Trifolium pratense* L. Малым обилием, при довольно высокой встречаемости характеризуются *Prunella vulgaris* L., *Euphrasia amblyodonta* Juz., *Campanula trautvetteri* Grossh. Южный склон более сухой, что заметно сказывается на растительном покрове. В травостое злаки имеют меньшее обилие и представлены следующими видами: *Koeleria gracilis* Pers., *Agrostis capillaris* L., *Zerna variegata* (M. B.) Nevski, *Phleum pratense* L., *Festuca rubra* L. Следует отметить большое участие в травостое бобовых и разнотравья. К ним относятся доминанты *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Thymus caucasicus* Willd., *Salvia verticillata* L., *Nepeta transcaucasica* Grossh., *Coronilla varia* L., *Medicago glutinosa* M. B. Виды, доминирующие на северном склоне, встречаются и здесь, но с гораздо меньшим обилием.

В данной работе мы рассматриваем влияние на растительность экспозиции склона, положения на склоне (верхняя, средняя и нижняя части склонов) и некоторых показателей химизма почв. На 55 учетных площадках, расположенных на всех учитываемых элементах рельефа, были сделаны почвенные прикопки и взяты образцы на химический анализ с глубины 0—15 см. Содержание гумуса в них определялось методом Тюрина, содержание гидролизуемого азота — методом Тюрина и Кононовой, содержание подвижного фосфора и обменного калия — методом Кирсанова. Конечно, учет этих показателей лишь из верхнего горизонта не дает полного представления о роли факторов в варьировании растительности, но резонно ожидать наиболее тесной связи растительности именно с верхним горизонтом почвы, где находится основная масса корней. Выполненные в Австралии исследования (Mc Arthur и др., 1966) показали, что урожай овса теснее коррелирует со свойствами горизонта A_1, чем с соответствующими свойствами горизонтов A_2 и B. Знак связи при этом обычно не меняется.

Для оценки влияния топографического положения на растительность все учетные площадки были разбиты на 6 групп в зависимости от экспозиции и положения на склоне. Для каждой учетной площадки было найдено покрытие каждого вида (по 5 прямоугольникам), что и послужило основой для сравнения площадок. Если учитываемый фактор оказывает заметное влияние на растительность, то группы площадок, отличающиеся значениями этого фактора, будут заметно отличаться и по растительности.

В качестве меры различия между площадками мы брали расстояние между ними в многомерной системе координат, определяемое по формуле

$$D_{12}^2 = \sum_{i=1}^{n} (x_{1i} - x_{2i})^2,$$

где x_{1i} и x_{2i} — покрытия i-го вида на сравниваемых площадках.

Перед вычислением различий между площадками из всех значений покрытия были извлечены квадратные корни. Такая трансформация данных позволяет снизить роль доминирующих видов в определении величины различий (Василевич, 1967).

Для каждой из 6 групп площадок был найден ее центр, т. е. такая площадка, у которой значение покрытия (их квадратных корней) каждого вида равно средним арифметическим соответствующих площадок. Эта сконструированная нами абстрактная площадка представляет собой как бы тип группы. Различия между центрами групп определяются действием изучаемого фактора, а различия между площадками в пределах групп зависят от действия других неучтенных факторов. При проведении дисперсионного анализа межгрупповую дисперсию мы определяли по квадратам расстояний между центрами площадок, а внутригрупповую дисперсию — по квадратам расстояния площадок от центров их групп. Формулы и детали вычислений мы здесь не приводим, так как они имеются в уже опубликованных работах (Василевич, 1969; Боч и др., 1970).

Степень влияния фактора определялась по проценту варьирования, приходящегося на различия между группами, что рассчитывалось по стандартной методике дисперсионного анализа. Чем выше эта величина, тем сильнее влияние топографических факторов на растительный покров. Достоверность влияния определялась с помощью F Фишера.

В пределах северного склона различия в положении на склоне определяют 11.1% варьирования растительности, а на южном склоне — 20.4%. Эти величины представляют собой по сути дела квадраты корреляционных отношений. Таким образом, для северного склона $\eta=0.33$, а для южного — 0.45. Связь можно считать довольно тесной, учитывая еще и то обстоятельство, что положение на склоне определялось весьма грубо. На южном склоне эта связь отчасти усиливается из-за того, что там в верхней части имеются выходы пород (туфита), покрытые специфичной растительностью. На выходах доминируют *Thymus caucasicus* Willd., *Lotus corniculatus* L., *Plantago lanceolata* L., *Salvia verticillata* L. Только там найдены *Thymus caucasicus* Willd., *Coronilla varia* L., *Medicago glutinosa* M. B., *Nepeta transcaucasica* Grossh.

Влияние рельефа на данную растительность изучалось нами и при помощи двухфакторного дисперсионного анализа, где в качестве факторов рассматривались экспозиция и положение на склоне. Ввиду того, что двухфакторный анализ, проводимый по оценкам сходства между учетными площадками, имеет свою специфику, остановимся несколько подробнее на методике его проведения. В табл. 1 приведены квадраты расстояния D^2 между центрами всех 6 групп площадок, отличающихся положением на склоне и экспозицией. Там же приведены внутригрупповые дисперсии каждой из групп площадок. Числа по главной диагонали таблицы — внутригрупповые дисперсии, над диагональю — квадраты расстояний между центрами групп.

Для того чтобы оценить варьирование растительности, вызываемое обоими факторами, мы находим средний квадрат расстояния всех возможных пар групп и делим его пополам. Это дает нам дисперсию центров групп, определяемую действием экспозиции и положения на склоне. При общем числе групп, равном 6, эта дисперсия имеет 5 степеней свободы.

Для оценки варьирования, вызываемого действием лишь экспозиции, будем сравнивать группы площадок, отличающиеся лишь экспозицией, но имеющих аналогичное положение на склоне, т. е. будем сравнивать (учитывать D^2) группы площадок в верхней части склона (1 и 4), в средней

ТАБЛИЦА 1

Варьирование растительности в зависимости от рельефа, внутригрупповые дисперсии, квадраты расстояния между центрами 6 групп площадок

Группы площадок	Северный склон			Южный склон		
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть
	1	2	3	4	5	6
1	7.46	1.36	4.36	33.95	55.89	38.70
2		5.33	3.30	34.41	55.79	38.38
3			9.10	32.13	50.99	33.64
4				12.18	9.00	11.41
5					12.56	9.31
6						14.93

(2 и 5) и нижней (3 и 6). Таким образом, для вычисления дисперсии, определяемой действием экспозиции, мы используем 3 квадрата расстояния между центрами групп из 15. Так как мы сравниваем склоны двух экспозиций, то эта дисперсия имеет одну степень свободы.

Сходным образом мы поступаем и при определении дисперсии, вызываемой действием второго фактора — положения на склоне. Учитываются квадраты расстояний между центрами групп, отличающихся лишь положением на склоне (1—2, 1—3, 2—3, 4—5, 4—6, 5—6). Средняя из этих квадратов расстояний, деленная на 2, и дает искомое значение дисперсии. Ввиду того, что мы различаем 3 разных положения на склоне, эта дисперсия имеет 2 степени свободы.

Для учета взаимодействия этих факторов сраниваются группы площадок, отличающиеся сразу и экспозицией, и положением на склоне (1—5, 2—4, 1—6, 3—4, 2—6, 3—5). Вычисленная на основании этих данных дисперсия имеет 2 степени свободы.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа приведены в табл. 2. В ней все компоненты варьирования приведены к варьированию отдельных учетных площадок, для чего все дисперсии были умножены на соответствующие значения n_0 (Снедекор, 1961).

ТАБЛИЦА 2

Дисперсионный анализ связи растительности с рельефом

Источник варьирования	σ^2	n_0	f	Сумма квадратических отклонений	Процент варьирования
Экспозиция	17.66	33.2×5	1	2930	12.1
Положение на склоне . . .	3.23	33.2×5	2	1072	4.5
Взаимодействие их	20.87	33.2×5	2	6929	28.6
Варьирование внутри групп	10.10	5	194	9795	40.3
Варьирование внутри ценокванта	4.36	—	800	3480	14.4

Экспозиция и положение на склоне определяют вместе около 50% варьирования растительности. Рельеф, как и следовало ожидать, является весьма серьезным фактором, определяющим состояние растительности. Он обусловливает варьирование водного и теплового режимов, характер сноса и перераспределения мелкозема. Причем интересно то, что в отдельности и экспозиция, и положение на склоне играют довольно скромную роль, а их взаимодействие оказывает, напротив, весьма серьезное влияние.

Это явление давно известно экологам, писавшим о том, что действие одного фактора по-разному сказывается при разных значениях других. В нашей работе это положение лишь получает количественное выражение.

Случайное варьирование, не связанное с воздействием рельефа, составляет около 40%. Это варьирование зависит от действия факторов, не связанных с рельефом или связанных с ним лишь отчасти, так как и водный, и тепловой режимы, разумеется, не полностью зависят от рельефа. Вероятно, эта доля варьирования в какой-то мере определяется также ценотической и флористической неполночленностью сообществ.

Варьирование внутри ценокванта (14.4%) определялось по различиям между прямоугольниками в пределах площадок. Оно зависит в основном от действия пространственного исключения, неполночленности и других побочных обстоятельств. Это варьирование на фоне действия существенных экологических факторов оказалось сравнительно невысоким.

Количественная оценка связи отдельных видов с элементами микрорельефа была выполнена Яррантоном и Бислей (Yarranton a. Beasleigh, 1968). Был проведен дисперсионный анализ встречаемости видов по отношению к экспозиции, ширине и глубине трещин в известняках. Авторы приходят к выводу, что микрорельеф определяет около $^2/_3$ варьирования встречаемостей видов. Как и на нашем материале, видна большая роль взаимодействия между факторами, причем и взаимодействие всех трех факторов даает от 9 до 26% варьирования. Это очень важное обстоятельство. Обычно при планировании схем экспериментов пренебрегают взаимодействиями высших порядков, включая соответствующие суммы квадратов отклонений в случайное варьирование. По-видимому, при исследовании природных экологических систем этого делать не следует.

Детальный анализ распределения видов и факторов среды в связи с экспозицией и положением на склоне был проведен в прериях Саскатчевана (Ayyad a. Dix, 1964), но результаты этой работы трудно сопоставить с нашими из-за различий в подходе. Т. Д. Александрова (1967), сопоставляя качественные градации рельефа и растительности, отмечает, что в пределах природного округа коэффициент связи между ними равен 0.55, а в пределах ландшафтов 0.48. Ею отмечено, что показатели связи рельеф—растительность обычно выше, чем связи рельеф—почва. Хотя наша работа проведена на гораздо более ограниченной территории, полученный нами показатель связи с рельефом того же порядка, что, видимо, объясняется более детальным учетом растительности.

При выявлении степени связи растительности с показателями химизма почв мы не могли использовать многофакторный дисперсионный анализ, так как в нашем материале встречаются далеко не все сочетания значений факторов. Это обычная ситуация, с которой сталкивается геоботаник при анализе данных полевых наблюдений, требующая другого подхода по сравнению с обработкой данных экспериментов, и нам пришлось ограничиться рассмотрением каждого из факторов по отдельности.

Амплитуда каждого из факторов была разбита на 5 равных по ширине классов и 55 учетных площадок, в пределах которых взятые почвенные образцы были разбиты на 5 групп по каждому фактору. Затем мы вычислили средние квадраты расстояний каждой учетной площадки от центра своей группы, а по квадратам расстояний между центрами групп — межгрупповую дисперсию. Далее обычным путем определялся процент варьирования, определяемый действием каждого из факторов. Результаты вычислений приведены в табл. 3; они показывают, что все изученные факторы, характеризующие богатство почвы — содержание гумуса, гидролизуемого азота, подвижного фосфора и обменного калия — оказывают примерно равное влияние на растительность. Рассмотрев какимлибо способом совместное действие этих четырех факторов, мы, весьма вероятно, получили бы оценку тесноты связи, которая была бы ненамного выше, чем для отдельных факторов. В ряде работ отмечается, что все эти факторы весьма тесно и положительно коррелируют друг с другом

(Васильев, 1967; Куприченков, 1970; Вайгис, Руткаускас, 1971), что говорит о большом параллелизме в действии этих факторов.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ связи растительности с химизмом почвы

Фактор	Амплитуда мг/кг	σ^2 между группами	σ^2 внутри групп	Процент варьирования
Гумус	8.18—18.93	3.71	9.85	23.5
P_2O_5	17.5—107.5	3.56	9.34	23.4
K_2O	120.0—388.0	6.58	9.61	33.0
N . . .	36.1—127.0	3.30	10.30	21.1

Ярrантон (Yarranton, 1970) исследовал связь распределения отдельных видов с 7 показателями условий среды: средней температурой воздуха и ее дисперсией, средней относительной влажностью воздуха и ее дисперсией, средней интенсивностью света и ее дисперсией и pH. Варьирование этих факторов было весьма значительным, так как рассматриваемые местообитания — трещины в известняках. Проанализировав частоты 31 вида лишайников, автор нашел, что эти 7 факторов определяют от 7% варьирования для *Lophocolea minor* до 69% для *Porotrichum allegheniense* и что лишь у 4 видов этот процент выше 50. Причины такой довольно слабой связи Ярrантон видит в том, что вид отсутствует в разных условиях среды и все факторы тесно скоррелированы друг с другом.

Ю. И. Самойлов (1970) отметил очень слабую связь обилия луговых видов с азотом, калием и фосфором в прирусловой пойме. Единственным значимым фактором здесь оказалась мощность наилка.

При оценке результатов работ по сопряженности растительности и среды нужно учитывать многие обстоятельства и прежде всего амплитуду факторов. Недостоверные связи видов с элементами питания, найденные Самойловым, являются отражением другого обстоятельства — динамичности местообитания.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Т. Д. (1967). Опыт статистического изучения степени связи компонентов при ландшафтных исследованиях. ИАН СССР, сер. географ., 3. — Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. (1970). Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. Экология, 5. — Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. (1971). Метод количественной оценки взаимосвязи растительности и почв. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Вайгис М. В., А. Ю. Руткаускас. (1971). Запасы питательных веществ в почвах и их влияние на производительность сосновых и еловых лесов Литвы. Почвоведение, 2. — Василевич В. И. (1967). К методике анализа границ фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биологии, 72, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1971). Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Васильев И. Е. (1967). К вопросу о факторной бонитировке почв вероятностными методами. Почвоведение, 5. — Куприченков М. Т. (1970). Агропроизводственная характеристика и оценка почв Ставрополья. Почвоведение, 3. — Прилипко Л. И. (1970). Растительный покров Азербайджана. — Самойлов Ю. И. (1970). Опыт количественного анализа соответствия мозаики растительности и среды на пойменных лугах. Бот. ж., 55, 6. — Снедекор Дж. У. (1961). Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. — Austin M. P. a. J. Noy-Meir. (1971). The problem of nonlinearity in ordination; experiments with two-gradient models. J. Ecology, 59, 3. — Ayyad M. A. G. a. R. L. Dix. (1964). An analysis of a vegetation microenvironmental complex on prairie slopes in Saskatchewan. Ecol. Monographs, 34, 4. — Jeglum J. K., C. F. Wehrhann, J. M. A. Swan. (1971). Comparison of environmental ordinations with principal component vegetational ordination for sets of data having different degrees of complexity. Can. J. Forest Research, 1, 2. — Mc Arthur W. M., J. L. Wheeler a. D. W. Goodall. (1966). The relative unimportance of certain soil properties as determinats of growth of forage oats. Austr. J. Exper. Agricul. and Anim. Husband., 6. — Noy-Meir J. a. M. P. Austin. (1970). Principal component

ordination and simulated vegetational data. Ecology, 51, 3. — Swan J. M. A. (1970). An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. Ecology, 51, 1. — Yarranton G. A. (1970). Towards a mathematical model of limestone pavement vegetation. III. Estimation of the determinants of species frequencies. Canad. J. Bot., 48, 7. — Yarranton G. A. a. W. J. Beasleigh. (1968). Towardes a mathematical model of limestone pavement vegetation. I. Vegetation and microtopography. Canad. J. Bot., 46, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 VI 1972).

УДК 582.632.2 (234.92)

Р. А. Григорян

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *FAGUS ORIENTALIS* L. НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ МАЛОГО КАВКАЗА

R. A. GRIGORIAN. NEW LOCATION OF *FAGUS ORIENTALIS* L. ON THE SOUTH BORDER OF THE MINOR CAUCASUS

Бук *Fagus orientalis* L. является одной из главных и высокоценных лесообразующих пород Малого Кавказа, в основном он растет в бассейне р. Куры, от предгорий и почти до субальпийского пояса, образуя как чистые, так и смешанные буково-грабовые и частично буково-дубовые древостои высокой производительности.

До сих пор крайней юго-восточной границей распространения бука на Малом Кавказе считалась р. Ходжалычай (Прилипко, 1954) и отрог Малый Кирс (Арушанян, 1970), входящие в Нагорно-Карабахский автономная область, а южнее, для Зангезурского ботанико-географического округа (по Тахтаджяну, 1941), бук на указывался (Долуханов, 1949; Ярошенко, 1962).

Недавно нами обследовано новое местонахождение бука, удаленное на сотни километров к югу от вышеуказанных пределов его распространения. Это небольшая буковая роща на территории Кафанского района (вблизи с. Срашен) Армянской ССР, которую обнаружили местные лесоводы на одном из отрогов крайней юго-восточной границы Зангезурского хребта. Расположена она на северо-восточном склоне крутизною 35—40° в пределах высот 1300—1450 м над ур. м. Древостой рощи разновозрастный, смешанный, с примесью граба *Carpinus betulus*, бонитет бука II, полнота 0.9. На площади примерно 10 га насчитано около 820 экз. буковых деревьев и подроста семенного происхождения, самое крупное дерево достигает 35 м высоты с диаметром ствола 120 см, возраст 260—280 лет; большинство деревьев 6—20-летнего возраста высотою 0.5—2.5 м. Деревья первого яруса находятся в здоровом состоянии, имеют полнодревесные стволы, довольно хорошо очищенные от сучьев. Однако подрост, как и следовало ожидать, сильно угнетен; под густым пологом деревья с тонкими стволиками, с кроной зонтикообразной формы из-за недостатка освещения. Подлеска нет. Травяной покров почти отсутствует, единично встречаются *Dryopteris filix-mas*, *Festuca montana*. Полуразложившаяся подстилка мощностью 4—6 см равномерно покрывает площадь. Мхи встречаются лишь на валежнике и на лапках корней. Кроме того, нами встречено еще одно средневозрастное дерево бука в соседнем Горисском районе (Шурнухское лесничество).

Существование бука в Зангезуре, по-видимому, свидетельствует о более обширном его распространении в недалеком прошлом. Сокращение

занимаемых им площадей — результат целого комплекса причин, и в этом решающую роль следует отвести антропогенным факторам. Есть также основание полагать, что граб, поселившийся под пологом бука, постепенно вытеснил его, так как он, в противоположность буку, ежегодно обильно плодоносит и семена его далеко разносятся ветром, до 80 лет он успешно размножается порослью, а возобновление его не страдает от климатических колебаний; все это способствовало захвату грабом новых территорий.

Можно предположить, что раньше леса Зангезура вместе с соседним Карабахским массивом составляли единый природный комплекс, так как древостои этих геоботанических округов имеют много общего и генетически связаны. Подтверждением служит также и сходство флористического состава, общими видами являются *Carpinus betulus*, *Cerasus avium*, *Taxus baccata*, *Ulmus elliptica*, *Sorbus torminalis*, *Sambucus nigra*, *Ribes biebersteinii Lonicera caucasica* и другие древесные породы и кустарники и травянистые виды *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Festuca montana*, *Dryopteris filix-mas*, *Poa nemoralis*, *Primula macrocalyx*, *Salvia glutinosa*. *Melica uniflora*, *Lathyrus roseus*, *Brachypodium silvaticum*, *Polygonatum polyanthemum*, *Campanula rapunculoides* и др. Эти лесные массивы имели тесный контакт и сплошное распространение в недалеком прошлом, до истребления лесов человеком, а также в более ранние фазы голоцена.

Вместе с тем Зангезурский геоботанический округ — весьма своеобразный край, и лесная растительность обладает здесь целым рядом отличительных особенностей, сближающих ее с лесами не только Карабаха, но и Северного Ирана (Zohary, 1963). Здесь имеются, например, эндемы, отсутствующие в других частях Закавказья: *Pyrus raddeana*, *P. nutans*, *P. woronovii*, *Acer assyriacum*, *Crataegus zangezura*, *Rosa zangezura*, *Lonicera bracteolaris* и др. Встречаются и древние третичные реликты: *Platanus orientalis*, *Taxus baccata*, *Zelkova carpinifolia*, *Castanea sativa*. Единственная в Советском Союзе крупная естественная платановая роща находится именно здесь, в пойме р. Цав. Обширное распространение имеют *Quercus araxina* и *Acer hyrcanum*, представленные большим разнообразием форм. Широкое распространение имеет также *Juglans regia*, приуроченный как к речным террасам, так и к диким малодоступным скалистым местам глухих лесных ущелий, где он распространен естественным путем. Наконец, здесь обнаружена буковая роща, являющаяся крайней юго-восточной точкой произрастания этой мезофильной породы на Малом Кавказе. Все эти древесные реликты Зангезура заслуживают строгой охраны и их необходимо объявить заповедными.

ЛИТЕРАТУРА

Арушанян Р. И. (1970). Новые местонахождения бука *Fagus orientalis* L. в Нагорном Карабахе. Бот. ж., 55, 4. — Долуханов А. Г. (1949). Леса Зангезура. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, 6. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Тахтаджян А. Л. (1941). Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. инст. Арм. ФАН СССР. 2. — Ярошенко Г. Д. (1962). Буковые леса Армении. — Zohary M. (1963). On the geobotanical structure of Iran.

Институт ботаники
Академии наук
Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 15 V 1972).

УДК 581.84 : 581.48 : 582.001.4 : 582.757.2

А. Ф. Райлян

О ЗНАЧЕНИИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА *EUPHORBIA* L.

A. F. RAILJAN. ON IMPORTANCE OF ANATOMICAL STRUCTURE OF THE SEED-COAT FOR THE TAXONOMY OF THE GENUS *EUPHORBIA* L.

С 3 рисунками

Изучено анатомическое строение семенной кожуры 14 видов рода *Euphorbia* L., относящихся к двум подродам (*Chamaesyce* Raf. и *Esula* Pers.) и четырем секциям. Выяснено, что отличия в основном наблюдаются в строении дериватов наружного интегумента. Оба подрода, а также все четыре секции одного из них четко отличаются по строению семенной кожуры. Виды или группы видов различной степени родства внутри секций, относящиеся к разным подсекциям, также показали отличия в строении спермодермы. Очень близкие (сериальные) виды не отличаются по строению семенной кожуры.

Род *Euphorbia* L. представляет большие трудности для систематиков-ботаников вследствие того, что включает много полиморфных и сложных в систематическом отношении видов.

При обработке молдавских видов *Euphorbia* нам пришлось убедиться, что в современной литературе нет единого мнения относительно оценки таксономического значения целого ряда полиморфных видов или групп близкородственных видов. К числу таких критических видов относятся: *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit. и *E. semivillosa* Prokh.; *E. villosa* и *E. volhynica* Bess. ex Szaf., Kulcz., Pawł.; *E. stepposa* Zoz ex Prokh. и *E. glareosa* Pall. ex M. B.

Следует отметить, что даже такие известные и общепризнанные виды, как *E. esula* L. и *E. virgata* Waldst. et Kit., некоторыми авторами, как например Тьютин (Tutin, 1968) во «Flora Europaea», признаются лишь за подвиды. Такие же разногласия существуют относительно оценки видовой самостоятельности и других упомянутых видов. Поэтому при изучении групп близких видов желательно, кроме классического морфолого-географического метода, привлекать также и другие методы (кариологический, палинологический и особенно анатомо-карпологический).

Известно (Проханов, 1949; Кузманов, 1963), что в систематике рода *Euphorbia* наряду с другими морфологическими признаками большую роль играют особенности семян (их размеры, форма, присутствие придатка и его форма, а также скульптура поверхности). Так, например, у *E. humifusa* Willd. семена гладкие и в зрелом состоянии усажены мельчайшими сосочками, в то время как у близкородственного ему вида *E. chamaesyce* L., слабо отличающегося по другим признакам, семена поперечно-морщинистые. Подобные примеры отличия по семенам можно привести и для других видов этого рода.

Из данных литературы мы знаем, что еще большее значение для целей систематики часто имеет анатомическое строение семян, а именно анатомия их семенной кожуры.

Первые сведения относительно анатомического строения спермодермы у представителей сем. *Euphorbiaceae* Juss. можно найти в работах Бейона (Baillon, 1858), Гриза (Gris, 1861) и Пуасона (Poisson, 1878). Подробное же описание строения семенной кожуры у некоторых видов *Euphorbiaceae*, включая также и виды *Euphorbia*, дали Пемел (Pammel, 1892) и Грам (Gram, 1895—1896). Интересные данные по этому вопросу содержатся и в работе Нетолицкого (Netolitzky, 1926).

Наибольшее значение для наших исследований имеет статья Сингха (Singh, 1969), который на примере *E. helioscopia* L. проследил формирование семенной кожуры от самых ранних стадий ее развития до созревания семени и дал подробное описание ее анатомического строения.

В связи с возникшими у нас трудностями при изучении систематического состава видов рода *Euphorbia* Молдавской ССР появилась необходимость исследования анатомии семян растений этого рода. Для изучения были взяты семена всех доступных молдавских видов и семена *E. peplus* L. как вида, близкого к *E. falcata* L. За основу принята система Я. И. Проханова (1949) с учетом его позднейших дополнений и изменений, опубликованных в «Новостях систематики высших растений» (1964).

Исследована семенная кожура следующих видов.

Подрод **CHAMAESYCE** Raf.

Euphorbia chamaesyce L., **E. humifusa** Willd.

Подрод **ESULA** Pers.

Секция **PEPLUS** Lázaro

Подсекция **Oleraceae** Prokh. — *E. falcata* L., *E. peplus* L.

Секция **HELIOSCOPIA** (Roeper) Godr.

Подсекция **Lutescentes** Prokh. — *E. stricta* L., *E. platyphyllos* L., *E. villosa* Waldst. et Kit., *E. volhynica* Bess. ex Szaf., Kulcz.,Pawł.

Подсекция **Helioscopiae** Webb et Berth. — *E. helioscopia* L.

Секция **PARALIAS** Lázaro

Подсекция **Conicocarpae** Prokh. — *E. stepposa* Zoz ex Prokh., *E. glareosa* Pall. ex M. B. (ряд *Nicaeënses* Prokh.)

Секция **ESULA**

Подсекция **Esulae** Boiss. — *E. lucida* Waldst. et Kit. (ряд *Lucidae* Prokh.); *E. esula* L. (ряд *Esulae* Prokh.); *E. virgata* Waldst. et Kit. (ряд *Virgatae* Prokh.)

Методика исследования заключалась в следующем: сухие семена выдерживались в размягчающей смеси (спирт, глицерин, вода 1 : 1 : 1) в течение 4—6 дней; после промывания делались поперечные срезы бритвой от руки. Срезы (толщиной 15—20 мк) выдерживались в течение 10—14 часов в слабом растворе сафранина, затем заключались в глицерин-желатину (постоянные препараты) и в глицерин (временные препараты). Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата системы РН-4 при увеличении 10×40.

Благодаря исследованиям Грама (1895—1896) и особенно Сингха (1969) известно, из каких частей интегументов и как возникают те или иные структуры семенной кожуры видов *Euphorbiaceae* и, в частности, рода *Euphorbia*.

Наружный эпидермис (снабженный более или менее развитой кутикулой) и нижележащие слои образуются за счет наружного интегумента. Следующий, палисадный, слой склереидных клеток развивается из наружного эпидермиса внутреннего интегумента, и, наконец, находящийся под ним облитерированный слой происходит из внутренней части внутреннего интегумента.

Согласно Сингху (1969), в начальной стадии развития семенной кожуры клетки внутреннего эпидермиса делятся антиклинально, образуя промежуточные слои. Но в процессе созревания семени как внутренние эпидермальные клетки так и промежуточные слои разрушаются эндоспермом. Остающиеся в зрелом семени слои эпидермиса имеют вид тонкой пленки, окружающей эндосперм, или тонкого слоя облитерированных клеток.

В наших исследованиях у всех видов *Euphorbia* мы наблюдали такую же схему строения спермодермы, с различными отклонениями у отдельных видов или групп видов.

Подрод **CHAMAESYCE**

E. chamaesyce, E. humifusa

Эти два вида имеют сходное строение спермодермы (рис. 1, *А* и *Б*). Наружный эпидермис зрелой семенной кожуры представлен почти сфероидальными клетками с небольшими полостями, заполненными темноок-

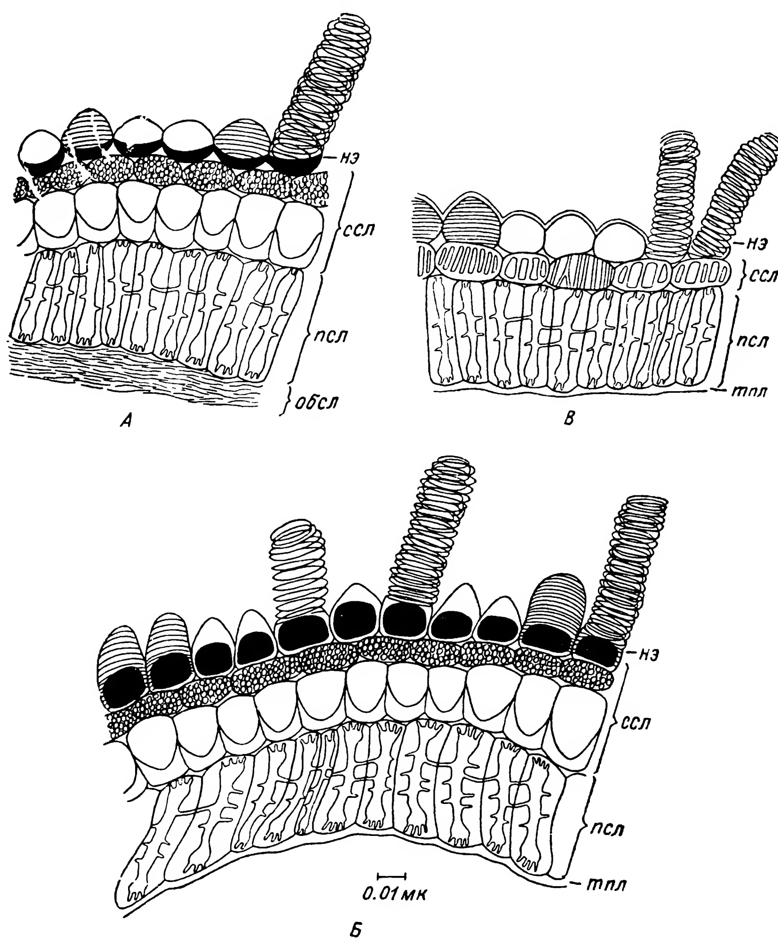


Рис. 1. Строение семенной кожуры *Euphorbia chamaesyce* L. (*А*) и *E. humifusa* Willd. (*Б*), и *E. falcata* L. (*В*).

нэ — наружный эпидермис; *ссл* — субэпидермальные слои; *псл* — палисадный слой склереидных клеток; *обсл* — облитерированный слой, образующийся из внутренней части внутреннего интегумента; *тпл* — тонкая пленка, окружающая эндосперм.

рашенным содержимым. При помещении срезов в воду эти клетки сильно ослизняются, образуя рыхлые спирали (рис. 1, *А* и *Б*). Ослизнение наружных эпидермальных клеток и образование спиралей у некоторых видов *Euphorbia* впервые наблюдал Пемел (1892), а впоследствии Грам (1895—1896).

Субэпидермальный слой спермодермы представлен овальными тонкостенными клетками, заполненными включениями. Существует мнение (Пемел, Грам), что эти клетки заполнены крахмалом, но проверка показала, что эти включения не дают реакции на крахмал. Клетки следующего слоя овально-цилиндрические, с сильно утолщенными и одревесневшими внутренними стенками.

Палисадный слой склереидных клеток характеризуется клетками, вы-

тянутыми в тангентальном направлении, с сильно утолщенными, лигнифицированными и пористыми стенками. Полости этих клеток заполнены содержимым коричневого цвета. Последующие слои облитерировались (рис. 1, *А* и *Б*).

Подрод ESULA

Секция PEPLUS

Подсекция Oleraceae

E. falcata, E. peplus

Микроструктура семенной кожуры у этих двух видов совершенно одинакова. Наружные эпидермальные клетки тонкостенные, на их поверхности отлагается тонкий слой кутикулы; при помещении в воду эти клетки ослизняются, образуя спирали (рис. 1, *В*). Под наружным эпидермисом расположен один слой клеток-гидроцитов со своеобразными утолщениями оболочек, что является очень характерным признаком исследуемых видов секции *Peplus*. Грам (1895—1896), изучавший строение спермодермы у *E. peplus*, не заметил, что клетки субэпидермального слоя являются гидроцитными, полагая, что в этих клетках отлагаются кристаллы виннокислого кальция.

Палисадный слой слагается склереидными клетками такой же длины, как и у видов подрода *Chamaesyce*. У всех остальных видов подрода *Esula* клетки палисадного слоя склереид более вытянуты в длину.

Секция HELIOSCOPIA

Подсекция Lutescentes

E. stricta, E. platyphyllos, E. villosa и E. volhynica

У всех этих видов наружный интегумент спермодермы представлен только слоем эпидермальных клеток (рис. 2, *А* и *Б*) с сильно утолщенными

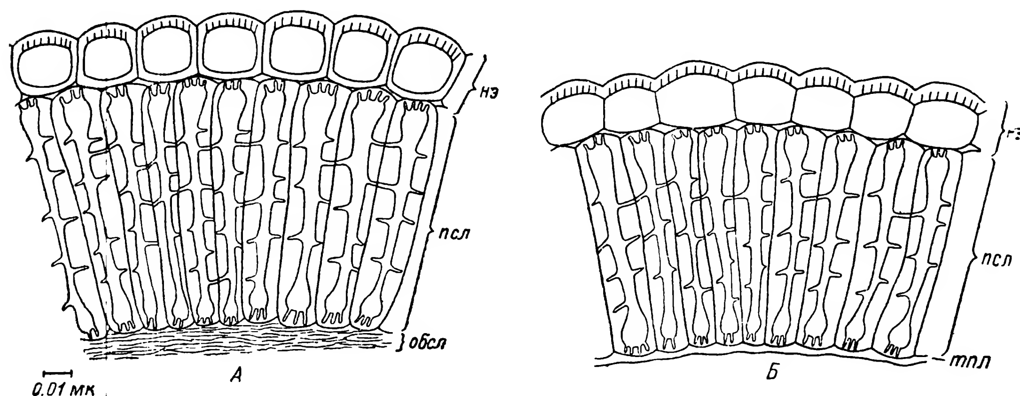


Рис. 2. Строение семенной кожуры *Euphorbia villosa* Waldst. et Kit. (*А*) и *E. stricta* L. (*Б*). Обозначения те же, что и на рис. 1.

наружными стенками, пронизанными большим количеством пор. У *E. villosa* и *E. volhynica* утолщены не только наружные, но также внутренние и боковые стенки эпидермальных клеток (рис. 2, *А*).

Подсекция Helioscopia

E. helioscopia

Нам не удалось получить хороших срезов семян этого вида, и, таким образом, мы не могли достаточно точно представить себе детали строения спермодермы. Поэтому приводим строение семенной кожуры *E. helioscopia*, в основном по данным Грама (1895—1896) и Сингха (1969).

Наружные эпидермальные клетки с сильно утолщенными наружными стенками, пронизанными большим количеством пор. Верхний субэпидермальный слой представлен овальными тонкостенными клетками, нижний — имеет утолщенные внутренние стенки. Грам отметил, что на внутренних стенках этого слоя отлагается углекислый кальций.

Секция PARALIAS

Подсекция Conicocarpae

E. stepposa, E. glareosa (ряд *Nicaeënses*)

Микроструктура спермодермы этих двух весьма близких (сериальных) видов совершенно одинакова. Наружные эпидермальные клетки пузыревидные, с небольшими полостями, заполненными темноокрашенным содержимым (рис. 3, *А*). За наружным эпидермисом следуют два слоя овальных тонкостенных клеток с включениями.

Секция ESULA

Подсекция Esula

E. lucida, E. esula и E. virgata

У всех названных трех видов клетки наружного эпидермиса с тонкими стенками. Кутикула не выражена. У *E. lucida* клетки субэпидермального слоя овальные, тонкостенные и с включениями, а у *E. esula* и *E. virgata* эти клетки без включений и с утолщенными внутренними стенками (рис. 3, *Б* и *В*).

При общем единообразии плана анатомического строения спермодермы у всех исследуемых видов отдельные элементы некоторых ее слоев обнаруживают значительную изменчивость. Это и создает вышеописанные различия между видами и надвидовыми таксонами. В этом разнообразии очень незначительная роль принадлежит внутреннему эпидермису, представленному в виде тончайшей пленки, окружающей эндосперм (*E. humifusa*, *E. stricta*, *E. platyphyllos*, *E. esula*, *E. virgata*, *E. falcata* и *E. peplus*) или же в виде облитерированных клеток (*E. chamaesyce*, *E. villosa*, *E. glareosa* и *E. lucida*). Невелико значение для целей диагностики и палисадного слоя склереид, клетки которого, как уже выше упоминалось, имеют очень сходное строение.

Все наблюдаемое разнообразие создается за счет слоев, образующихся из наружного интегумента. У отдельных видов клетки наружного эпидермиса отличаются по размеру, форме, степени утолщения их стенок, развитию кутикулы, а также по содержанию различных веществ. Так, например, у видов секции *Peplus* и подрода *Chamaesyce* эти клетки содержат слизь, при помещении срезов в воду они ослизняются, образуя спирали. Более резкие и существенные отличия наблюдались в строении субэпидермальных слоев.

У видов подсекции *Lutescentes* из наружного интегумента образуется только слой наружного эпидермиса. У видов секций *Peplus* и *Esula* под наружным эпидермисом расположен один слой клеток. У первой из них этот слой представлен клетками-гидроцитами со своеобразными утолщениями оболочек, и этот признак является характерным только для видов секции *Peplus*; у видов секции *Esula* эти клетки тонкостенные и имеют включения (*E. lucida*), или же лишены последних, но с утолщенными внутренними стенками (*E. esula* и *E. virgata*).

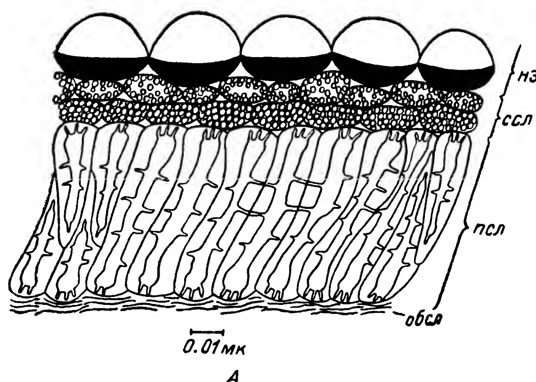
И наконец, виды подрода *Chamaesyce* и секции *Paralias*, а также подсекции *Helioscopia* характеризуются тем, что у них развиваются два слоя субэпидермальных клеток. Эти клетки у отдельных видов также отличаются по размеру, форме, степени утолщенности их стенок, а также по содержанию различных веществ.

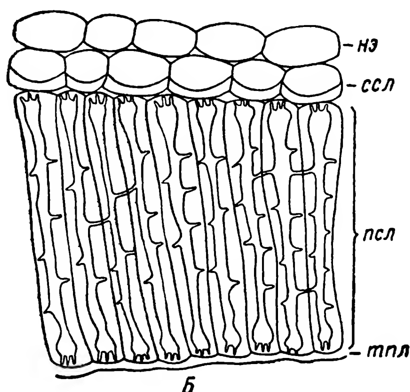
Сравнительное изучение спермодермы 14 видов молочаев дало достаточно определенные результаты, чтобы позволить себе сделать следующие заключения.

1. Все четыре секции, а также и виды подрода *Chamaesyce* четко отличаются по строению семенной кожуры.

2. Виды или группы видов различной степени родства внутри секций, относящиеся к разным подсекциям, также показали отличия в строении спермодермы.

3. Внутри одной из подсекций (*Lutescentes*) между отдельными видами обнаружены различия, касающиеся характера утолщенности стенок клеток наружного эпидермиса, причем по этому признаку виды распределялись на две группы: *E. stricta* — *E. platyphyllos* и *E. villosa* — *E. volhynica*. В систематическом и морфологическом отношении каждая из этих пар видов легко противопоставляется другой, так *E. stricta* и *E. platyphyllos* — однолетники, а *E. villosa* и *E. volhynica* — многолетники. Кроме того, они отличаются еще рядом других морфологических особенностей (см. «Флора СССР», 14 : 359, 366).





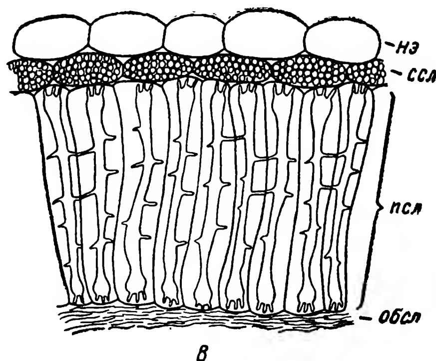


Рис. 3. Строение семенной кожуры *Euphorbia glareosa* Pall. ex M. B. (*А*), *E. virgata* Waldst. et Kit. (*Б*) и *E. lucida* Waldst. et Kit. (*В*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

4. Таким образом, наши исследования показали, что отличия в структуре спермодермы проявляются вполне четко на уровне подрода и секции. Менее существенные отличия наблюдались у видов, относящихся к разным подсекциям внутри одной и той же секции и даже в одном случае строение спермодермы позволило различить внутри подсекции две близкие, но различные по генезису группы видов.

5. У очень близких (сериальных) видов отличий в строении спермодермы не наблюдалось (*E. glareosa* — *E. stepposa*; *E. stricta* — *E. platyphyllos*; *E. falcata* — *E. peplus* и *E. villosa* — *E. volhynica*).

6. Все вышесказанное позволяет сделать вывод, что анатомическое строение семенной кожуры можно использовать в целях диагностики таксонов рода *Euphorbia*, оно может оказаться перспективным для решения вопросов его систематики и филогении и построения системы рода.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю признательность и благодарность А. И. Поярковой за полезные советы и помощь в работе, а также Г. А. Комар за руководство и помощь в работе по изучению анатомических препаратов и изготовлению рисунков.

ЛИТЕРАТУРА

Кузманов Б. А. (1963). Таксономично проучване на видовете от род *Euphorbia* L., разпространени в България. Изв. Бот. инст. Бълг. АН, 12 : 101—186. — Проханов Я. И. (1949). Род 856. Молочай — *Euphorbia* L. Флора СССР, 14 : 304—495. — Проханов Я. И. (1964). Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения. Новости сист. высш. раст. — Baillon. H. E. (1858). Étude générale du groupe des Euphorbiacées. — Gram B. (1895—1896). Om Frøskallens Bygning hos Euphorbiaceerne. Bot. Tidsskr., 20 : 358. — Gris A. (1861). Note sur le devélopment de la graine du Ricin. Annal. Sci. Natur., 15 sér., 4 (1). — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen Samen, 10 : 184. — Pammel L. H. (1892). On the seed coats of the genus *Euphorbia*. Trans. Acad. Sci. St. Louis, 5 (8) : 543. — Poisson J. (1878). Du siège des matières colorées dans la graine. Bull. Soc. Bot. Fr., 25. — Singh R. (1969). Structure and development of seeds in *Euphorbia helioscopia* L. Bot. Mag. Tokyo, 82 (973) : 287. — Tutin T. G. (1968). *Euphorbia* L. Flora Europea, 2 : 217.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VII 1972).

УДК 581.84 : 581.48 : 582.998

Д. И. Гочу

ОБ АНАТОМИИ СЕМЯНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CENTAUREA* L.

С 1 рисунком

D. I. GOCHU. ON THE ANATOMY OF SEEDS OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CENTAUREA* L.

Анатомическая структура спермодермы довольно константна и часто служит надежным критерием для разграничения видов (Меликян, 1968). Особенности спермодермы могут быть успешно использованы для решения ряда таксономических вопросов (Тахтаджян, 1964).

Анатомии семянок видов *Centaurea* L. уделено еще мало внимания. Некоторые сведения общего характера об этом можно найти у Нетолицкого (Netolitzky, 1926). Более подробные данные по анатомии семянок некоторых видов *Centaurea* имеются в работах В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1951), В. Г. Александрова (1954) и Дитриха (Dittrich, 1968).

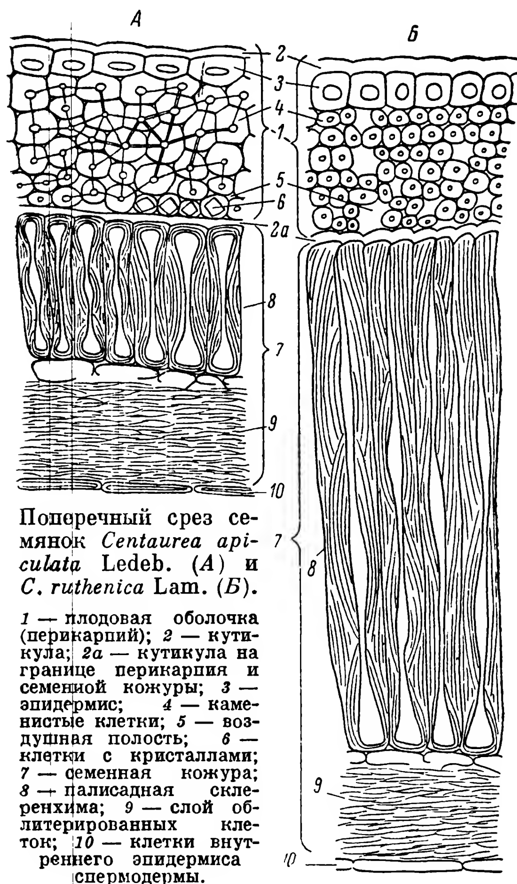
Мы подвергли анатомо-карпологическому исследованию 25 видов рода *Centaurea* L. из 8 подродов (*Cyanus*, *Jacea*, *Heterolophus*, *Odontolophus*, *Lopholoma*, *Acrolophus*, *Solstitiaria*, *Centaurea*). Материалом послужили зрелые семянки, взятые из гербарных образцов.

Семянки размачивали в течение 5 суток в смеси из глицерина, спирта и дистиллированной воды (1 : 1 : 1). Срезы делались на замораживающем микротоме со средней части семянок, затем окрашивались сафранином и заключались в глицерин.

Исследование полученных срезов показало, что анатомические признаки у изученных видов семи подродов в основном совпадают, исключением являются виды подрода *Centaurea*.

Спермодерма большинства исследованных видов *Centaurea* имеет сходное строение. Характерным примером является *C. apiculata* Ledeb. подрода *Lopholoma* (см. рисунок, *А*). Плодовая оболочка (перикарпий) состоит

из клеток эпидермиса, имеющих обычно большие размеры, толстостенных, покрытых кутикулой. Это характерно для всех изученных видов. К эпидермису примыкает 5—6 рядов плотно расположенных каменистых клеток; по мере приближения к семенной кожуре эти клетки располагаются все более рыхло, встречаются воздушные полости. Почти у всех изученных видов, часть каменистых клеток, находящихся в непосредственной близости к семенной кожуре, заполнена монокристаллами оксалата кальция. Семенная кожура представлена клетками палисадной склеренхимы со своеобразными утолщениями. Полости этих клеток неодинаковы по их длине, что придает клеткам в целом своеобразный рисунок. Клетки палисадной склеренхимы покрыты слоем кутикулы, отграничивающим перикарпий от семенной кожуры. За слоем палисадной склеренхимы располагается слой облитерированных клеток, а также ряд длинных, несколько утолщенных клеток внутреннего эпидермиса спермодермы.



Поперечный срез семянок *Centaurea apiculata* Ledeb. (*А*) и *C. ruthenica* Lam. (*Б*).

1 — плодовая оболочка (перикарпий); 2 — кутикула; 2а — кутикула на границе перикарпия и семенной кожуры; 3 — эпидермис; 4 — каменистые клетки; 5 — воздушная полость; 6 — клетки с кристаллами; 7 — семенная кожура; 8 — палисадная склеренхима; 9 — слой облитерированных клеток; 10 — клетки внутреннего эпидермиса спермодермы.

В отличие от других исследованных видов семянки *C. ruthenica* из подрода *Centaurea* (см. рисунок, *Б*) имеют гораздо более сильно развитую палисадную склеренхиму. Ее клетки примерно в 3 раза превышают по ширине плодовую оболочку, тогда как у всех других видов *Centaurea* плодовая оболочка приблизительно равна по ширине клеткам палисадной склеренхимы. У *C. ruthenica* каменистые клетки располагаются в 6—7 рядов, более рыхло, чем у других видов, они несколько меньшего размера; клетки с кристаллами оксалата кальция не обнаружены.

Таким образом, наше исследование показало, что по анатомии семянок большинство изученных видов *Centaurea* слабо отличаются друг от друга. Исключением служит только *C. ruthenica* Lam. из подрода *Centaurea* с сильно развитым слоем палисадной склеренхимы.

Согласно Е. В. Гравировской (1925), сильное увеличение клеток палисадной склеренхимы семенной кожуры у семянок является признаком примитивности. Д. Н. Доброчаева (1949) считает подрод *Centaurea* по ряду морфологических признаков самой древней группой сборного рода *Centaurea*. Н. Н. Цвелевым (1963) отмечено, что подрод *Centaurea* занимает очень обособленное положение в роде и на основании ряда признаков (постепенно заостренные на верхушке верхние придатки пыльников, голые поперечно-морщинистые в верхней части семянки, постепенно заостренные кверху щетинки внутреннего хохолка и др.) может быть принят за самостоятельный род.

Автор благодарит Г. А. Комар и П. И. Дорофеева за большую помощь, оказанную в ходе выполнения данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семян в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, 7, 2. — Гравировская Е. В. (1925). Очерк карпологической системы семейства *Compositae*. Тр. Воронежск. гос. унив., 1. — Доброчаева Д. Н. (1949). Волошки УРСР, їх поширення та історія розвитку. Бот. ж. АН УРСР, 6. 2. — Меликян А. П. (1968). Значение признаков анатомического строения семенной кожуры для видовой таксономии (на примере рода *Alisma* L.). Уч. зап. Ереванск. гос. унив., 2. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Цвелев Н. Н. (1963). *Centaurea* L. Флора СССР, XXVIII. — Dittrich M. (1968). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. Bot. Jahrb. System. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 2. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 VI 1972).

УДК 581.2 : 582.683

А. А. Тулупова

ФАСЦИАЦИЯ СЕМЕННИКОВ БЕЛОКОЧАННОЙ КАПУСТЫ

A. A. TULUPOVA. FASCIATION OF WHITE CABBAGE SEEDS-PLANTS.

В массовых посадках белокочанной капусты в природных условиях Алтайского края почти ежегодно наблюдаются единичные случаи фасциации стеблей и цветков у семенных ее экземпляров. Фасциированных органов, в зависимости от сорта, бывает неодинаковое количество. Из двух сортов капусты, выращивавшихся в 1971 г., стебли и фасциированные цветки встречались обычно у сорта Надежда, и только одно растение с фасциированным главным стеблем было обнаружено в посадках сорта Сибирячка 60.

Фасциированные стебли представляют собой широкие (до 15 см) ленты, сплошь покрытые стручками. Иногда они напоминают щетку.

Стручки на таких ветвях зачастую хорошо выполнены, семена по размеру не уступают семенам, собранным с нормальных ветвей. Отдельные фасциированные цветки образуют стручки не с одной, а с двумя-тремя перегородками. Если в нормальном стручке насчитывается до 35 штук семян, то у фасциированных их бывает до 75 штук; однако часто фасциированные стручки оказываются и без семян.

Нередки случаи, когда на одном растении сочетается фасциация и стебля, и цветков, высота такого экземпляра обычно не превышает 20 см, ширина несколько уплощенного побега около 10 см.

Как правило, фасциированный цветок не имеет лепестков, чашелистики срастаются и имеют вид маленьких, сильно вогнутых листочков. Стручки из таких цветков, если и образуются, то сильно деформированные и лишенные семян.

Сравнение веса кочанов, выращенных из семян, собранных с фасциированных и нормальных экземпляров сколько-нибудь заметной разницы не выявило. От кочанов, выращенных из семян, собранных с фасциированных цветков были получены нормальные семенные экземпляры.

Явление фасциации капусты второго года жизни наблюдается как при благоприятных факторах среды, так и в неблагоприятных природных условиях.

Западно-Сибирская
Овоще-картофельная селекционная
опытная станция,
г. Барнаул.

(Получено 6 XII 1971).

УДК 581.3 : 633.584.5

М. С. Яковлев и О. П. Камелина

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША *MELOCANNA BAMBUSOIDES* TRIN.

С 3 таблицами рисунков

M. S. YAKOVLEV AND O. P. KAMELINA. *MELOCANNA BAMBUSOIDES* TRIN. EMBRYO DEVELOPMENT

В процессе эмбриогенеза *Melocanna bambusoides* Trin. наблюдаются две фазы: проэмбриональная — от первого деления зиготы на клетки (*ca*) и (*cb*) до момента вычленения эмбриодермы у шаровидного зародыша, и эмбриональная — с момента вычленения эмбриодермы до полной дифференциации зародыша. Вначале возникает семядоля как целостная структура, формирующаяся за счет апикальных клеток проэмбрио. Никаких инициалей второй семядоли в раннем эмбриогенезе *M. bambusoides* обнаружить нельзя. Точка роста стебля, окруженная валиком колеоптиле, закладывается латерально в основании семядоли. Эндогенно закладывается апекс зародышевого корня.

Высказано предположение о происхождении плода типа *Melocanna*, характерной чертой которого является наличие семени без семенной кожуры и эндосперма, а также зародыша с хорошо развитой семядолей и почечкой, повернутой в ту же сторону, что и точка роста корня.

Злаки — одно из крупнейших семейств среди однодольных. Они широко распространены в самых различных экологических условиях: в саваннах и пампасах Южной Америки, степных просторах Евразии, южноафриканском вельде, высоко в горах и в тундре. Преимущественно это однолетние и многолетние растения травянистого типа, но встречаются также и древесные высокоствольные — бамбуки. Среди последних наше внимание привлек *Melocanna bambusoides* Trin., один из интереснейших представителей *Bambuseae*. Как известно, плод *M. bambusoides* представляет собой не сухую зерновку, столь характерную для злаков, а мясистое грушевидной формы образование, возникшее за счет разрастания перикарпия или стенки завязи. Более того, такой плод содержит «голое» семя ввиду отсутствия семенной кожуры, а само семя представлено только хорошо развитым зародышем без эндосперма и не имеет периода покоя. Естественно возникает вопрос, как сказалось такое уникальное строение плода и семени на эмбриональном развитии самого зародыша. Полученные данные могут иметь существенное значение для решения некоторых общих вопросов систематики и филогении, а также для выяснения природы однодольности.

Сведения о морфологии, анатомии и биологии *M. bambusoides* весьма скудны. Первое довольно обстоятельное описание этого вида было сделано Стапфом (Stapf, 1904) по материалам, собранным им в Индии. В дальнейшем его данные вошли во многие работы по *Gramineae* и *Bambuseae* (Brandis, 1907; Goebel, 1932; Arber, 1934; Рожевиц, 1937; Яковлев, 1950; McClure, 1966).

Отсутствие специальных исследований по *M. bambusoides* связано с трудностью получения материала. Так Вайд (Vaid, 1962) указывает, что плоды этого бамбука появляются один раз в 35 лет, что, естественно, затрудняет изучение особенностей биологии и формирования плода и семени.

По материалам, собранным М. С. Яковлевым во время его годичного пребывания в Богорском ботаническом саду (Индонезия), были выполнены Л. Р. Петровой (1965) работы по морфологии генеративных органов, Л. Р. Петровой и М. С. Яковлевым (1968) по анатомии плода и семени и М. С. Яковлевым (1970) по эмбриологии. В дополнение к ранее опубликованным данным ниже приводятся новые сведения о развитии зародыша *M. bambusoides*.

Завязи и плоды *M. bambusoides* были зафиксированы по Карнуа. По общепринятой цитоэмбриологической методике готовились постоянные препараты, которые окрашивались гематоксилином, по Делафильду, и генциан-виолетом с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле по Ньютону. Часть исследований проводилась на живом материале.

Зрелый зародышевый мешок *M. bambusoides* обычного 8-ядерного типа (табл. I, *1*), сравнительно крупных размеров (0.34×0.15 мм). Микропилярную группу составляют сильно вакуолизированная грушевидной формы яйцеклетка и две синергиды. Последние крупные, с очень четко выраженным нитчатым аппаратом, их ядра расположены в базальной части, а под ними — крупная вакуоль. Синергиды сохраняются довольно долго. Халазальная группа в нижней части зародышевого мешка представлена вначале тремя антиподами, расположенными латерально, которые вскоре делятся и образуют физиологически активную многочисленную группу клеток (до 40). Антиподы имеют густую цитоплазму и в дальнейшем дегенерируют. Центральная клетка зародышевого мешка пронизана тяжами цитоплазмы. После слияния двух полярных ядер (табл. I, *2*) в ней образуется первичное ядро эндосперма, вначале оно располагается рядом с антиподами, а затем занимает центральное положение, приближаясь к середине зародышевого мешка или даже к яйцевому аппарату.

При наблюдении в природе удалось выяснить, что прорастание пыльцевых зерен на рыльце завязи — явление довольно редкое. На препаратах бо́льшая часть пыльцевых зерен, находящихся в пыльнике, щуплые, оболочки у них образуют складки и выглядят сморщенными. Такие пыльцевые зерна несомненно стерильны (табл. I, *9*).

После процесса двойного оплодотворения, если таковой имеет место, как и у других злаков, начинает делиться первичное ядро эндосперма, а оплодотворенная яйцеклетка впадает в покоящееся состояние. На рис. *3*, *4* (табл. I) показана оплодотворенная яйцеклетка с остатками разрушенных синергид, на периферии зародышевого мешка видны ядра эндосперма. В зиготе, в апикальной части образуются крахмальные зерна, что указывает на ее повышенную физиологическую активность и способность к дальнейшему делению.

Проэмбриональная фаза в развитии зародыша начинается с деления зиготы на две клетки: апикальную (*ca*) и базальную (*cb*). Первое деление происходит путем заложения поперечной перегородки, а второе сопровождается образованием клеточной перегородки, перпендикулярной первой (табл. I, *5*). В дальнейшем наиболее интенсивно идет деление апикальной клетки (табл. I, *6*, *7*). Базальная клетка не делится и не образует суспензора. Эндосперм на начальных фазах эмбриогенеза нуклеарного типа, а на последующих переходит в целлюлярный. Клетки нуцеллуса дезинтегрируют, сохраняясь несколько дольше в апикальной части зародышевого мешка, но в дальнейшем и они разрушаются. При отсутствии интегументов периферия зародышевого мешка непосредственно прилегает к клеткам эндокарпия.

Разрастание завязи идет очень быстро. Если на стадии зрелого зародышевого мешка завязь равна 12 мм в длину и 1 мм в ширину, то к моменту образования 3—4-клеточного проэмбрио она равна 14×2 мм, а в фазе многоклеточного проэмбрио (табл. I, *8*) достигает размера 20×4 мм.

Начальная фаза развития зародыша представляет собой шарообразное тело без признаков каких-либо закладок инициалей, дающих, как у двудольных, бугорки будущих семядолей. Первой дифференцируется эмбриодерма в виде периферического слоя, возникшего путем периклинального деления клеток проэмбрио. Образование эмбриодермы свидетельствует о переходе проэмбриональной фазы в собственно эмбриональную (Яковлев, 1971). Глобулярное тело проэмбрио, а затем и зародыша развивается на ранних фазах как единая система и является основным очагом образования единственной семядоли. Лишь значительно позже в базальной части слегка вытянутого лопатообразного зародыша происходит заложение валика колеоптиле в виде инициального кольца и точки роста стебля. На рисунках (табл. II, *1*, *5*) показаны поперечный и продольный срезы зародыша, на которых видно место точки роста, расположенное в основании зародыша. Группа меристемных клеток четко выделяется на фоне остальных клеток тела зародыша по величине ядер и более густой цитоплазме (табл. II, *2*, *3*, *6*). Следует отметить, что к моменту начала мор-

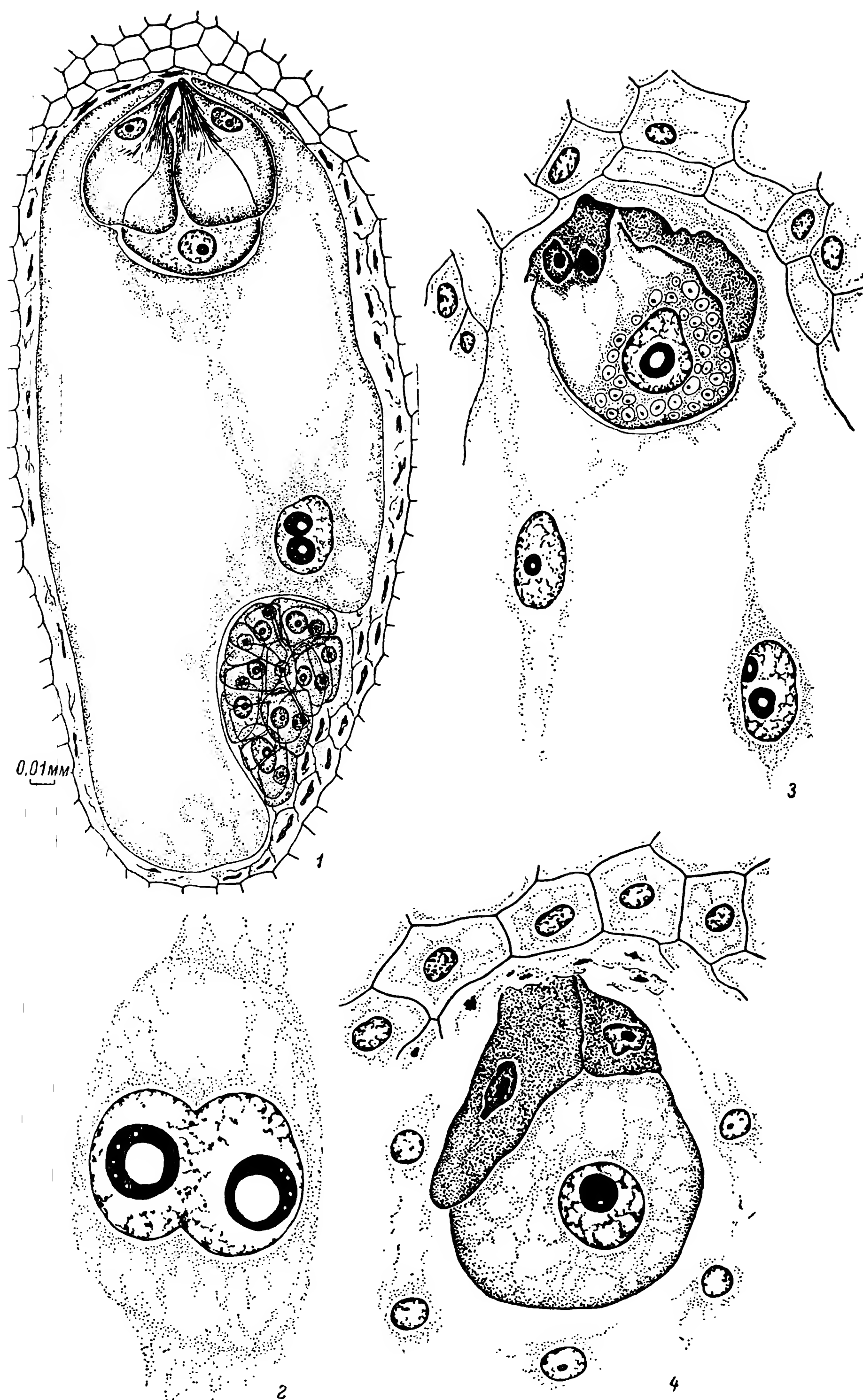
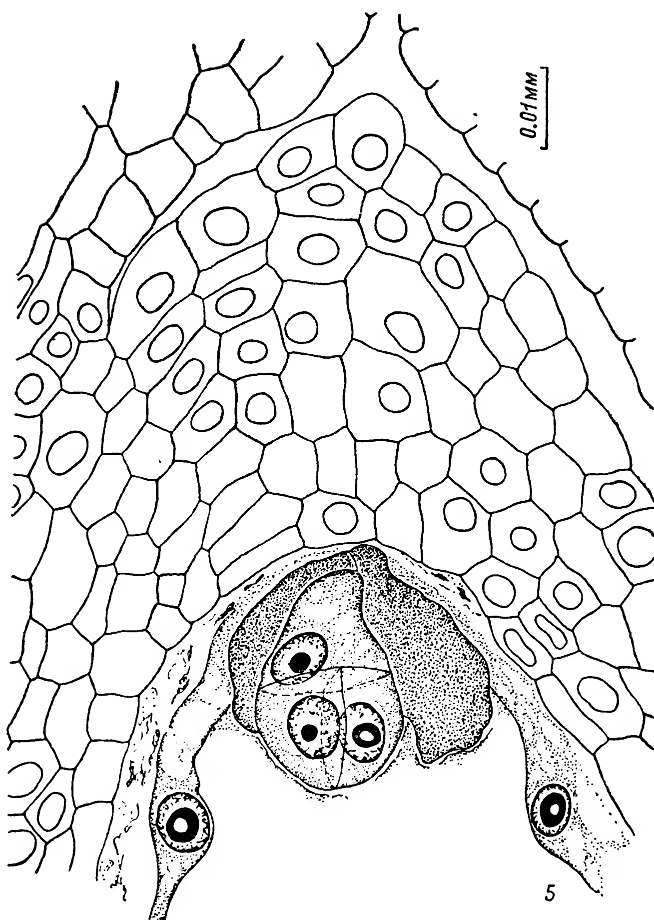


Таблица I

1 — зрелый зародышевый мешок *Melocanna bambusoides*; *2* — слияние полярных ядер и образование первичного ядра эндосперма; *3* — оплодотворенная яйцеклетка и остатки разрушенных синергид, апикальная зона яйцеклетки заполнена крахмалом, видны ядра эндосперма; *4* — яйцеклетка с двумя дегенерирующими синергидами, под ними видны ядра эндосперма; *5* — трехклеточный проэмбрио; *6* — четырехклеточный проэмбрио; *7* — многоклеточный проэмбрио; *8* — многоклеточный недифференцированный зародыш; *9* — дегенерирующие пыльцевые зерна в пыльнике. Пояснения в тексте.



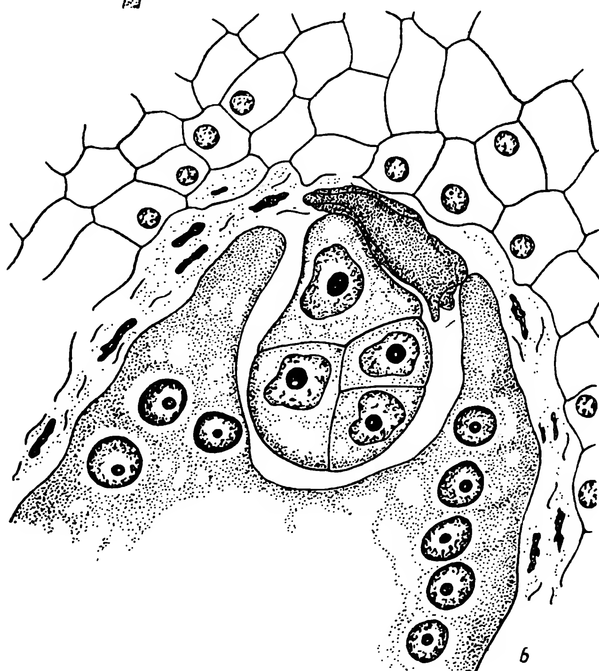
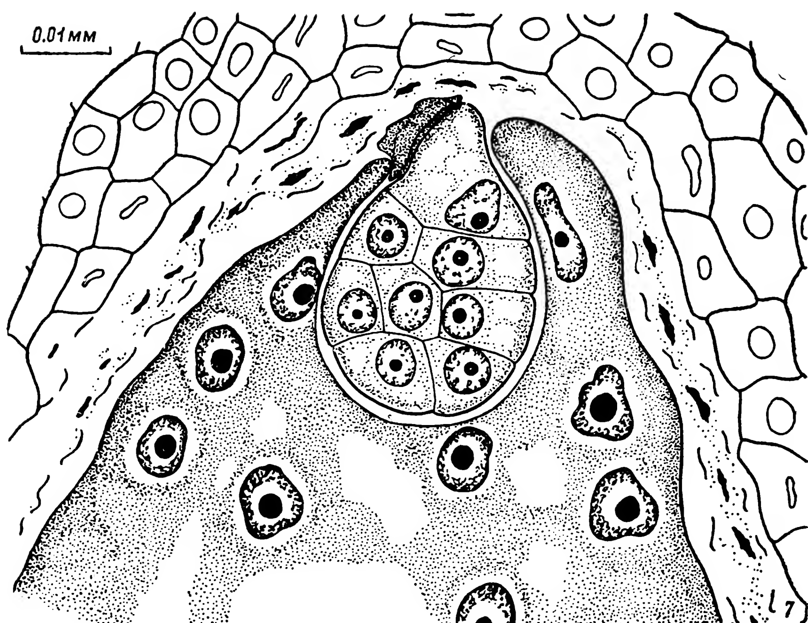
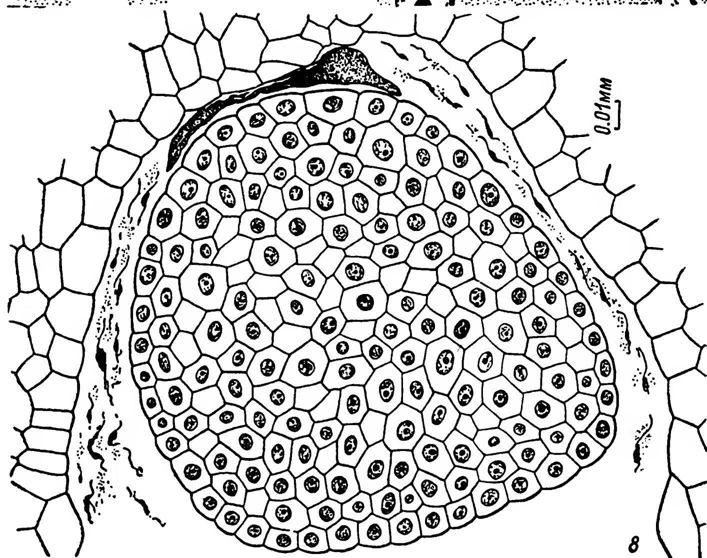


Таблица 1 (*продолжение*)





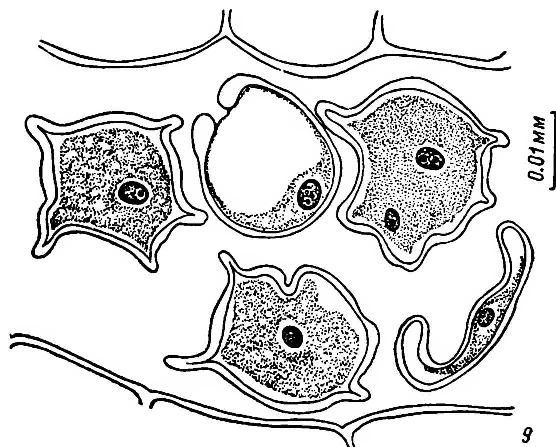


Таблица 1 (*продолжение*)

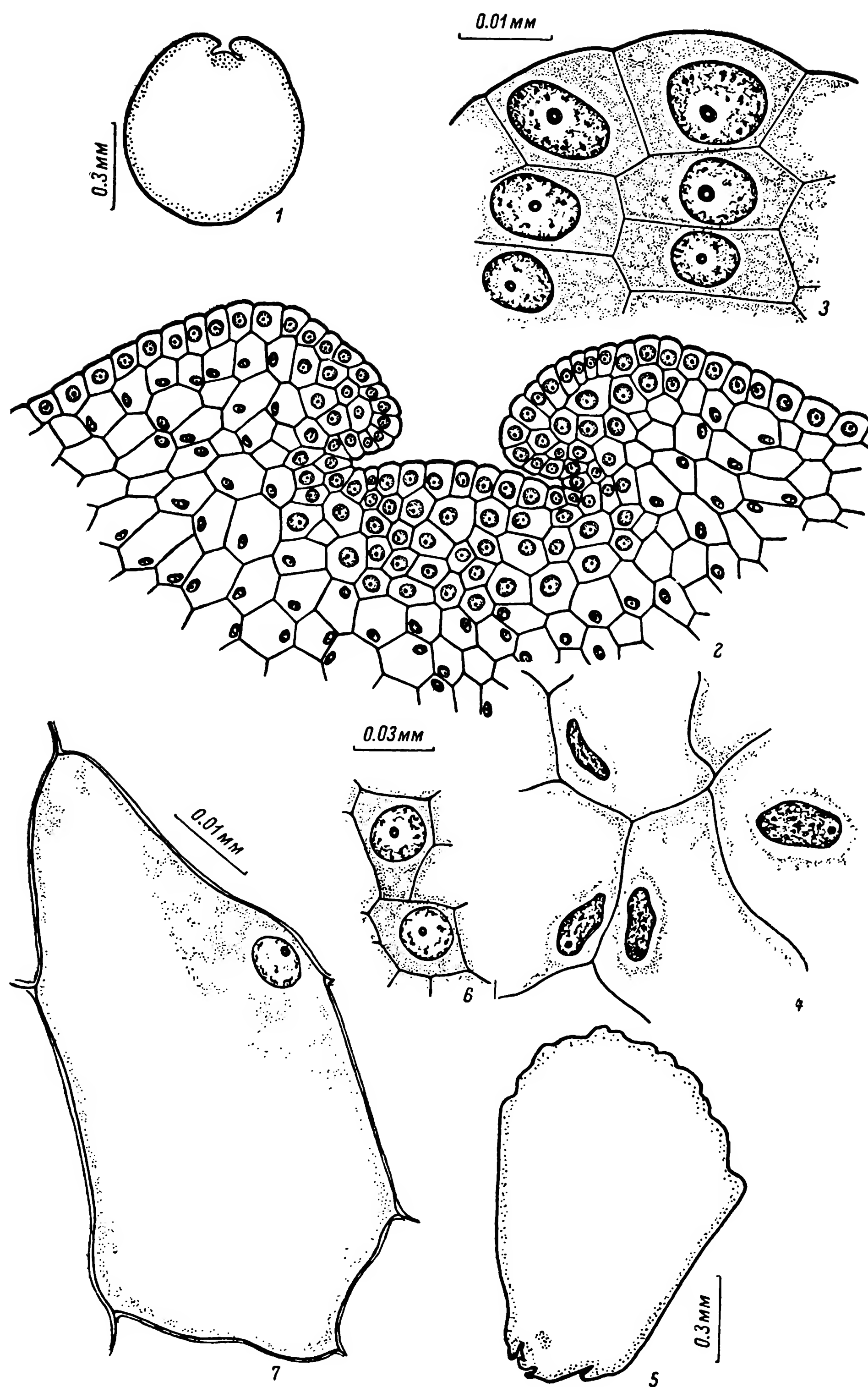


Таблица II

1 — общий вид молодого зародыша *Melocanna bambusoides* на поперечном срезе; *2* — фрагмент мест
закладок осевых органов на поперечном срезе; *3* — клетки меристемы в районе дифференцировки
4 — клетки ткани щитка; *5* — общий вид молодого зародыша на продольном срезе; *6* — отдельны
клетки меристемы в районе закладки осевых органов; *7* — отдельная клетка щитка; *8* — молодо
зародыш с дифференцирующимися органами (общий вид на продольном срезе); *9* — закладка точк
роста и боковой почечки в зародыше; *10* — фрагмент ткани щитка; *11* — фрагмент ткани энд
сперма и перикарпа; *12* — дезинтеграция клеток эндосперма в районе, близком к зародыш
13 — общий вид полости завязи с молодым (*5*) зародышем, эндосперм располагается вдоль стено
завязи; *14* — общий вид полости завязи с зародышем (*8*) на стадии дифференцировки; *15* — о
дельные клетки эндосперма в стерильной завязи. Пояснения в тексте.

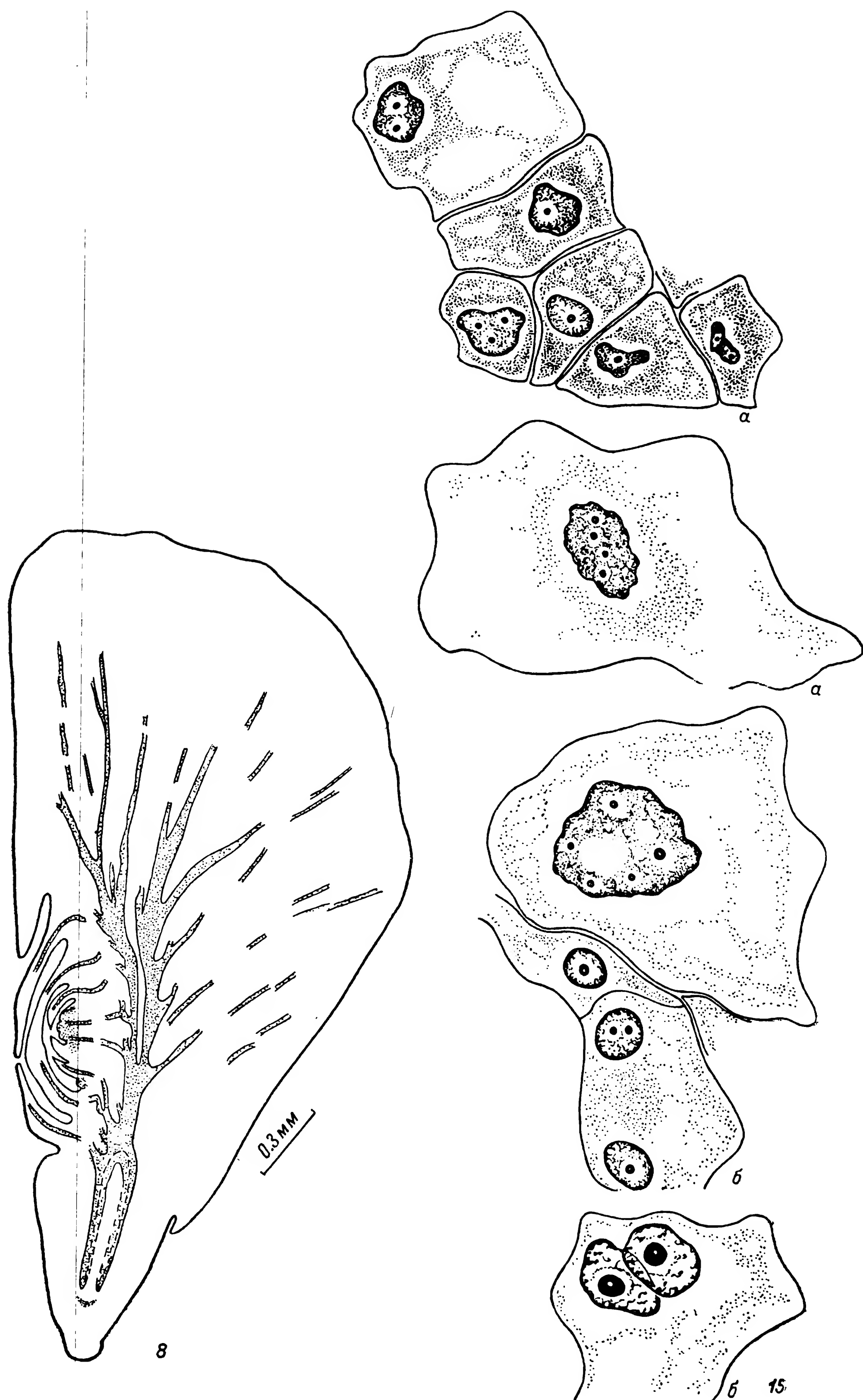
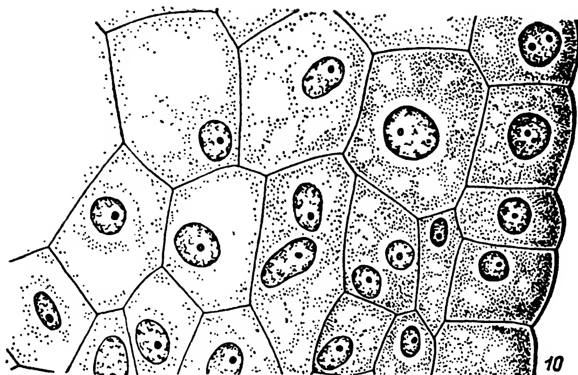
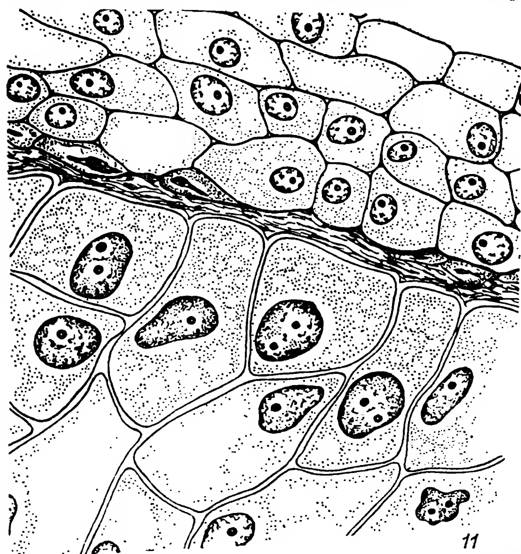
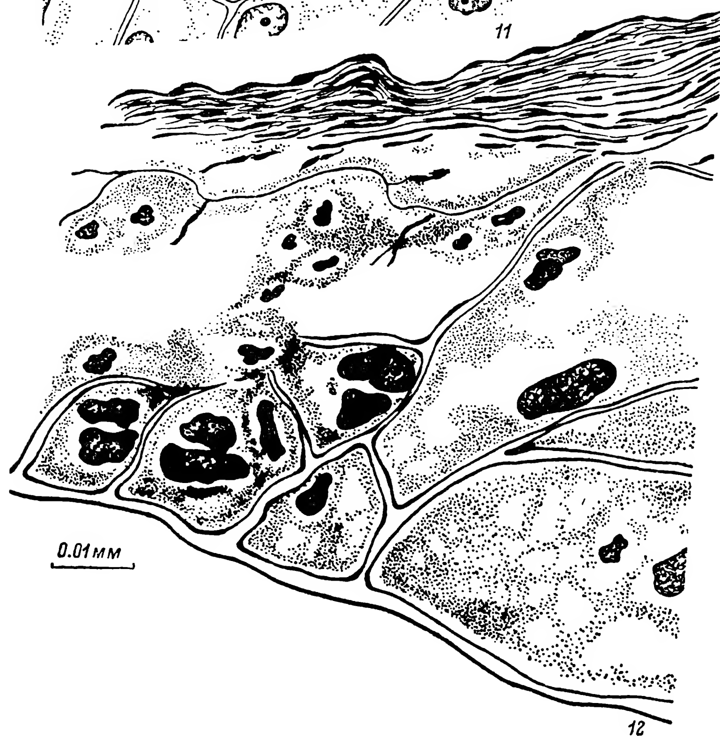


Таблица II (*продолжение*)







Т а б л и ц а II (*продолжение*)

фологической дифференциации зародыша клетки эмбриодермы в базальной части зародыша непосредственно прилегают к внутреннему слою перикарпия, к клеткам эндокарпия (табл. II, *13*). Дальнейший рост и дифференциация зародыша происходят довольно быстро. На рис. *8* (табл. II) пока-

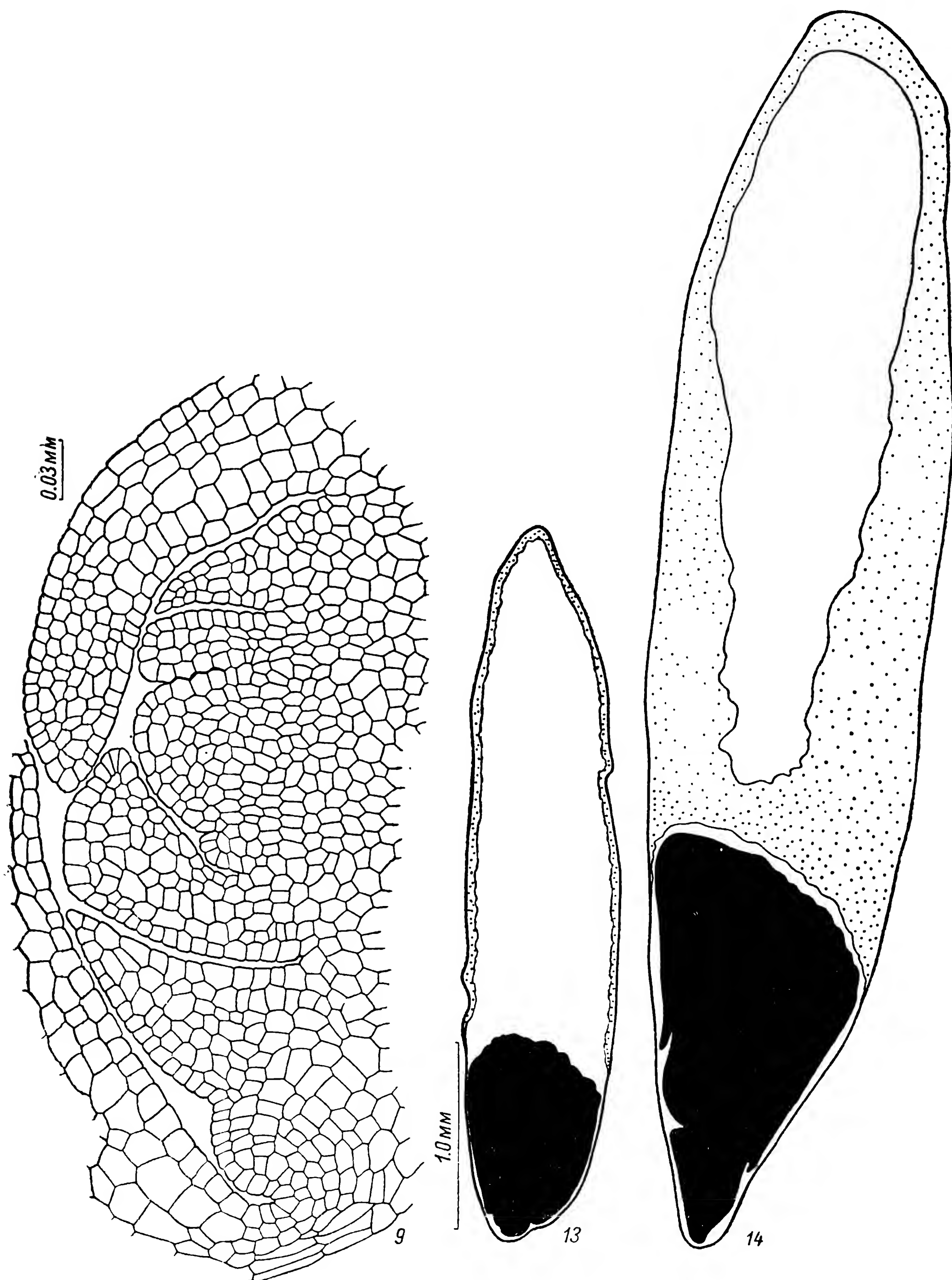


Таблица II (*продолжение*)

зан зародыш, у которого уже дифференцированы основные осевые органы. Центральный зародышевый корешок возникает эндогенно и вполне отчетливо выделяется из общей эмбриональной ткани. Четко выделяются колеоптиле с проваскулярными пучками, вегетативная точка роста с 3—4 зародышевыми листочками, начинает закладываться и боковая почечка (табл. II, *9*). Хорошо заметна проваскулярная система, идущая к точке роста, листочкам, колеоптиле, корешку и в семядолю. Важно отметить,

что точка роста в момент ее возникновения занимает латеральное положение. Такое положение ее наблюдается и тогда, когда зародыш достигает уже 2.1 мм длины, а вся завязь — размеров 45×12 мм.

К этому времени эндосперм занимает не всю полость завязи (табл. II, *14*), в районе, близком к зародышу, идет его дезинтеграция, клетки эндосперма сплющиваются, оболочки их разрушаются, содержимое клеток исчезает (табл. II, *12*). В слоях, отстоящих дальше от зародыша, клетки эндосперма выглядят вполне жизнеспособными (табл. II, *11*). По мере созревания зародыша и разрастания плода эндосперм абсорбируется зародышем и в зрелом семени полностью отсутствует или сохраняется в виде сухой пленки между перикарпием и щитком.

Следует отметить, что в ряде случаев завязь внешне развивается нормально, в то время как яйцевой аппарат полностью дегенерирует и зародыш не развивается, причем на более ранних стадиях развития завязи в этих случаях эндосперм присутствует. В более крупных стерильных завязях эндосперм, примыкающий непосредственно к перикарпу, начинает разрушаться, а в более глубоких клетках образуются крупные полиплоидные ядра (табл. II, *15*, *а* , *б*). В некоторых зрелых плодах, достигших максимальных размеров (6 см в поперечнике), часто не обнаруживается зародыша, а эндосперм в этом случае представляет собой густую желеобразную массу, которая заполняет почти всю полость разросшейся завязи.

Зрелое семя грушевидного с конусовидно вытянутым заостренным концом плода *M. bambusoides* (табл. III, *а*) представлено зародышем, который занимает всю полость завязи (табл. III, *в*). Семенная кожура отсутствует. Зародыш представлен сильно разросшейся единственной семядолей-щитком, почечкой и хорошо развитыми корешками. На рис. *в*, *г*, *д*, *е* (табл. III) изображен продольный срез зрелого зародыша, дающий картину его структуры. В зародышевом корешке четко выделяются: колеориза, корневой чехлик, группа инициальных клеток корня, проводящий цилиндр корня, в котором особо выделяются два ряда крупных сжатых клеток, переходящих в месте соединения с проводящей системой в щитке в кольчатые сосуды. Четко видны дополнительные корешки, зародышевая почечка, окруженная 7—8 примордиальными листьями, боковая почечка, расположенная в пазухе колеоптиле, и многочисленные проводящие пучки. В зрелом зародыше *M. bambusoides* отмечается сильное искривление зародышевой оси, в результате чего корешок и почечка на дорзивентральном срезе расположены в одной плоскости и направлены к микропиле (табл. III, *в*, *г*, *д*, *е*). В зрелом зародыше значительных размеров достигает семядоля в виде так называемого щитка. Семядоля представляет собой мясистое тело эллипсоидной лопатообразной формы, у ее основания образуется выступ в виде ободка, прикрывающий собой корешок и почечку. В щитке, начиная с ранних стадий, эмбриодерма развивается по типу гаусториального эпителия. Щиток является резервным органом, в клетках которого в изобилии содержатся запасные питательные вещества. Внутренняя часть щитка пронизана как по длине, так и по ширине многочисленными проводящими пучками.

Остановимся на некоторых аспектах биологии и развития плода и семени у *M. bambusoides*.

Несколько слов об экологической обстановке. В Богорском ботаническом саду собран большой видовой состав древовидных бамбуков,[1] которые растут плотно сомкнутыми куртинами во многих уголках обширной территории парка. В Индонезии бамбуки — это древесная порода, имеющая большое экономическое значение. Произрастают они, как правило, в местах, мало пригодных для земледелия, близ хижин, по берегам ручьев и водоемов. Во влажных тропических лесах бамбуки встречаются только по опушкам. В настоящее время они прочно вошли в культуру.

[1] Согласно каталогу Богорского ботанического сада, здесь произрастают следующие представители бамбуков: *Bambusa* — 12 видов; *Dendrocalamus* — 4 вида; *Melocanna* — 2 вида; *Phyllostachys* — 3 вида.

Характерной чертой биологии бамбуков является периодичность цветения и исключительно большая стерильность, что почти нацело снимает половое воспроизведение. Возобновление бамбуков происходит за счет вегетативных почек от хорошо развитых симподиально ветвящихся корневищ. Этот путь воспроизведения оказался весьма перспективным и фактически заменил семенное размножение. Но наряду с вегетативным размножением бамбуки не утратили способности и к половому воспроизведению. Нам представляется, что образование плода и семени типа *Melocanna*

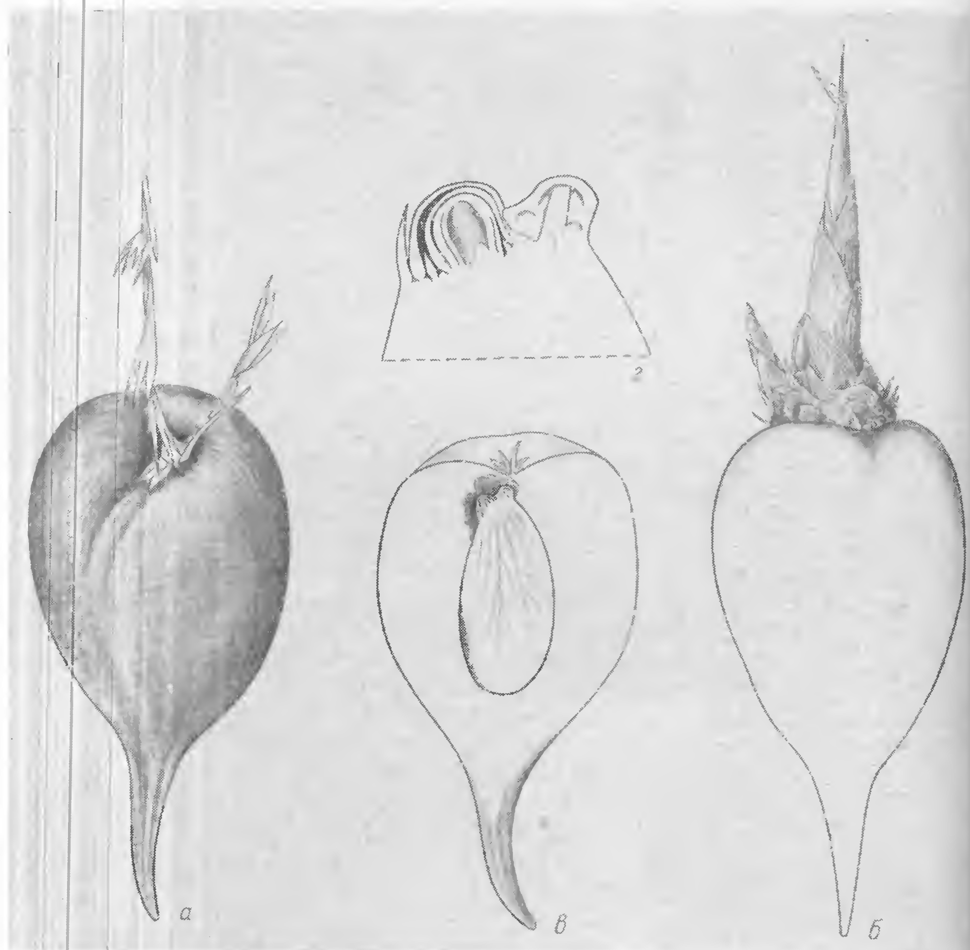
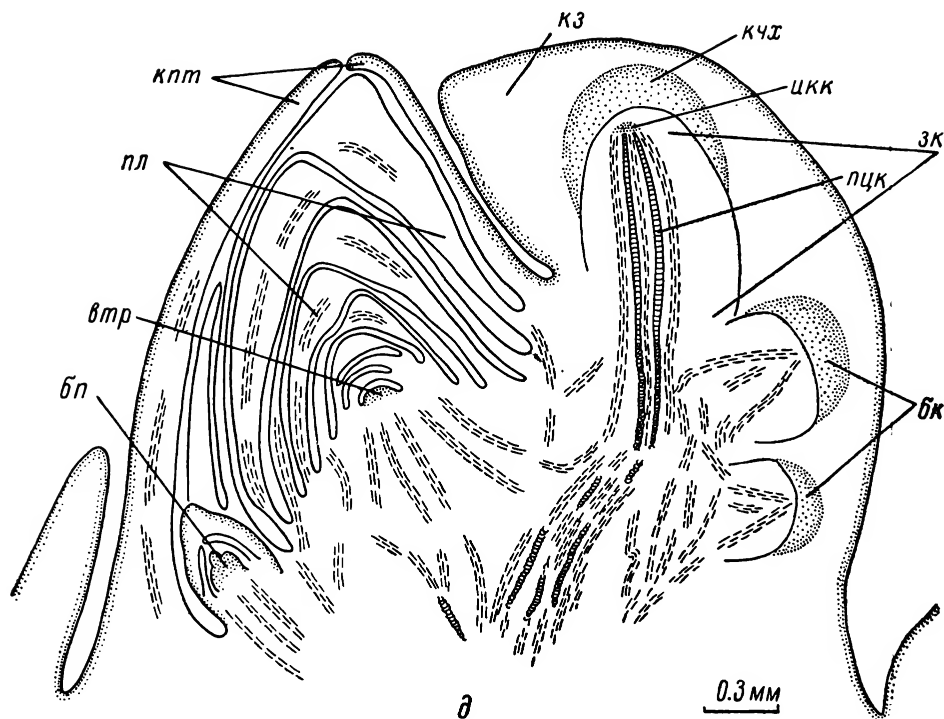


Таблица III

(по Гёбелю) или ягодовидной зерновки (по Кадену), явление вторичное, периодически возникающее у бамбуков, и, в частности, у *M. bambusoides* при удачном сочетании генетических и экологических факторов. В качестве генетических факторов можно говорить о явлении неотении, т. е. о появлении новой формы под влиянием мутационного процесса, сопровождаемого хромосомной перестройкой. В отношении условий произрастания *M. bambusoides* можно отметить следующее. В Богорском ботаническом саду определенных мест, где всегда растет этот вид бамбука, нет, и там, где он указан в каталоге, обнаружить его не удается. Совершенно случайно нами был найден цветущий куст *M. bambusoides* рядом с высокими зарослями *Dendrocalamus* sp. на территории, отгороженной для зоопарка. Высота цветущих побегов сравнительно невелика и не превышала 1.5—2.0 м, а толщина колебалась в пределах от 1 до 1.5 см. Эти размеры в 2—3 раза меньше стволов рядом растущего *Dendrocalamus*. Несмотря на срав-



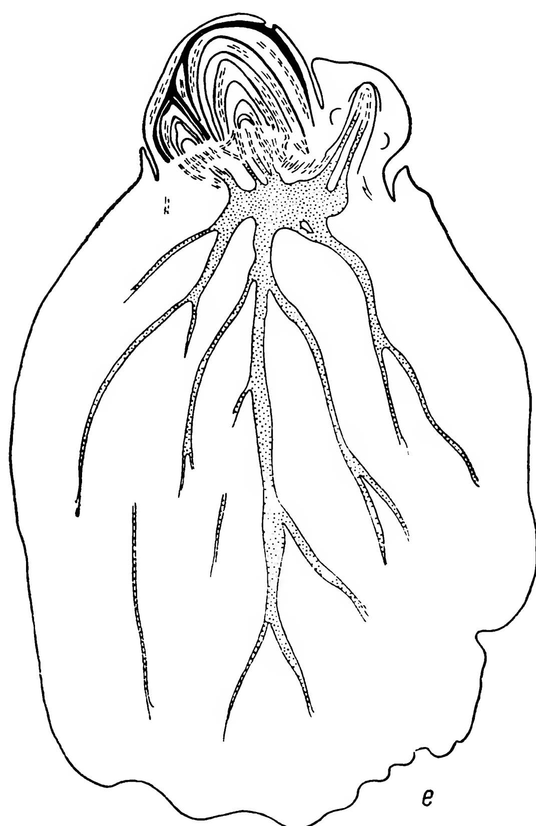


Таблица III (*продолжение*)

а — зрелый плод *Melocanna bambusoides*; *б* — прорастающий плод; *в* — продольный срез плода, виден зародыш, занимающий всю полость завязи; *г* — фрагмент зрелого зародыша с точками роста стебля и корня, повернутыми в одну сторону; *д* — то же, при большем увеличении. *кз* — колеориза, *кчх* — корневой чехлик, *цкк* — инициальные клетки корня, *пцк* — проводящий цилиндр корня, *зк* — зародышевый корешок, *бк* — боковые корешки, *втр* — вегетативная точка роста, *пл* — примордиальные листья, *кпт* — колеоптиле, *бп* — боковая почечка, *е* — общий вид зрелого зародыша на продольном срезе.

нительно невысокий рост, стволы такого кустарниковидного бамбука заканчивались большим числом метельчатых соцветий. Вместе с распустившимися цветками в соцветии можно было встретить отцветшие цветки. молодые завязи и хорошо сформированные плоды. Завязывание и развитие плодов идет в акропетальном порядке, от основания к верхушке. В тех случаях, когда на метелке развивается до десятка плодов, все соцветие и сам ствол нагибаются к земле.

Цветение, развитие и созревание плодов в 1963 г. происходило в декабре—январе в период дождей. О распределении осадков и температуре в Богорском ботаническом саду в течение года можно судить по данным таблицы. Обилие осадков, высокая влажность воздуха (90—95%) и температура, колеблющаяся в течение суток от 20 до 32°, создавали малоблагоприятную обстановку для цветения, но в тех случаях, когда все же происходило оплодотворение яйцеклетки, такая экологическая обстановка являлась весьма благоприятной для роста плодов. Для бамбуков характерен необычайно быстрый рост побега. Это в равной степени относится и к росту плодов. В течение недели плод и семя достигают своей предельной величины. Зародыш растет также весьма быстро, о чем говорилось выше. При отсутствии периода покоя почечка и корешок зародыша общими усилиями пробивают стенку перикарпия и в месте прикрепления плодоножки прорастают (табл. III, *б*). Куст *M. bambusoides*, растущий рядом с древовидными высокими стволами *Dendrocalamus*, создавал впечатление поросли последнего, являясь как бы неотенической формой бамбука.

Распределение осадков и температуры в Богорском ботаническом саду в течение года, средние за 1960—1963 гг.[1]

	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Осадки (в мм) . .	632	460	390	599	266	176	211	86	155	394	481	440
Число дней с осадками	28	21	21	23	14	10	9	7	8	18	20	20
Температура:												
среднемесячная	24	25	26	27	27	27	26	25	27	27	26	26
максимальная	29	29	31	31	32	32	33	32	35	35	34	31
минимальная	20	20	21	22	22	22	20	19	20	20	20	21

При рассмотрении мясистого плода *M. bambusoides* невольно возникает вопрос о его происхождении. Чтобы представить себе переход сухой зерновки в мясистую ягоду, надо знать, имеются ли для этого потенциальные возможности в структуре сухой зерновки. В работе Л. Р. Петровой и М. С. Яковлева (1968) указывается, что плод типа сухой зерновки у *Phyllostachys bambusoides* на ранних фазах развития имеет многослойный эпимезокарпий с 2—3-рядным хлорофиллоносным слоем и внутренним эндокарпием. Число жизнедеятельных слоев в стенке молодой завязи значительно (около 20), но по мере созревания число их уменьшается примерно вдвое благодаря облитерации клеток внутренних слоев мезокарпия. Таким образом, мы видим, что потенциальные возможности к увеличению числа клеток имеются. Плод сухой зерновки при наличии благоприятных условий может сильно разрастаться и дать мясистый плод. Такими благоприятными факторами, как было показано выше, являются обилие осадков, высокая почти 100%-я влажность воздуха и оптимальная температура (см. таблицу). Но едва ли можно объяснить разрастание гинецея только благоприятными экологическими условиями. Необходимо какое-то стимулирующее воздействие физиологически активных веществ типа некрогормонов, способных вызвать усиленное разрастание клеток стенки завязи. При сборе и фикса-

[1] М. С. Яковлев и Т. Н. Яковлева. С берегов Невы в тропики. 1968, Л.

ции материала по *M. bambusoides* мириады колюще-сосущих насекомых одолевают вас, и не исключена возможность, что и стенка завязи подвергается укусам и тем самым это стимулирует быстрый рост и разрастание гинецея. Однако это не более как предположение, которое нуждается в проверке и доказательстве непосредственно на месте произрастания *M. bambusoides*.

Рассмотрим наши данные по развитию зародыша *M. bambusoides* в связи с проблемой однодольности. Как было показано выше, точка роста стебля (с последующими закладками примордиальных листьев) возникает в основании семядоли в ее нижней части. По отношению к единственной семядоле она, естественно, занимает латеральное (боковое) положение. Ее можно рассматривать как пазушную вегетативную точку роста побега. У злаков, в том числе и у *M. bambusoides*, она заключена в куполообразном колеоптиле. В онтогенезе зародыша колеоптиле появляется в виде валика над точкой роста стебля вслед за семядольным щитком в его срединной базальной части и является в дальнейшем защитным образованием для зародышевой почки. По своей природе и способу закладки колеоптиле, в соответствии с существующими взглядами, следует рассматривать как листовое, весьма специализированное образование. По сути дела семядольный щиток однодольных — это первый эмбриональный весьма специализированный лист в начальном онтогенезе нового растительного побега. По природе и происхождению это первое детерминированное образование, возникающее в онтогенезе как единая целостная структура всей апикальной части зародыша. Ранняя детерминация верхушки формирующегося зародыша на его начальных фазах развития приводит к тому, что вместо двух очагов семядольных закладок у всех однодольных закладывается только один формообразовательный центр, в результате чего образуется только единственная семядоля. Последняя, будучи производной клеток всей апикальной части проэмбрио благодаря ранней детерминации при своей последующей дифференцировке, говоря образно, включила в себя не только очаги двух закладок боковых семядолей, но также и расположенный между ними эмбриональный очаг точки роста стебля. Такое столь своеобразное развитие апикальной зоны однодольных привело к тому, что точка роста стебля стала формироваться не между двумя семядольными закладками, а сбоку, в пазухе единственной семядоли, в ее основании. Такое местоположение точки роста легко приводит к нарушению строгой полярности между стеблевым и корневым апексами, к появлению изгиба оси, что обусловлено односторонним усиленным разрастанием верхушки семядоли и функциональной перестройкой ее частей в гаусториальный орган, а также сравнительно поздней эндогенной закладкой одного или нескольких зародышевых корешков. Поэтому искать инициальные клетки будущих семядолей и точки роста на ранних фазах формирования проэмбриональных и эмбриональных структур дело безнадежное и совершенно ненужное. А между тем работы последних лет пестрят сообщениями о наличии инициалей двух семядолей в апикальных клетках проэмбрио однодольных (Swamy, a. Lakshmanan, 1962; Swamy a. Padmanabhan, 1962; Swamy, 1963; Guignard a. Mestre, 1969, 1970, и др.), а также о редукции одной из двух семядолей (Haccius u. Lakshmanan, 1966; Батыгина, 1968, и др.). Явление однодольности, как нам представляется, может быть понято, исходя из высказанных нами соображений.

Бамбуки, и в частности *M. bambusoides*, дают прекрасный материал для понимания сложных морфогенетических преобразований, имеющих место в эмбриогенезе однодольных. В пределах одного семейства можно проследить, как изменяется направление стеблевого и корневого апексов. Например, в зародыше *Zea mays* точки роста стебля и корня лежат на одной оси и направлены в диаметрально противоположные стороны. У *M. bambusoides* в противоположность этому точки роста стебля и корня расположены на оси, повернутой почти на 180° и направлены в одну и ту же сторону. Такое искривление зародышевой оси — явление довольно редкое и в данном случае оно связано с нарушением коррелятивных связей

между частями формирующегося зародыша, когда одни из них (щиток) усиленно растут в большой свободной полости перикарпа, а другие задерживаются в своем росте (почечка). Усиленный односторонний рост щитка изменяет направление роста почечки в противоположную сторону, т. е. в ту же сторону, куда смотрит и точка роста зародышевого корня.

При отсутствии интегументов, эпидермис щитка непосредственно прилегает к эндокарпию мясистого плода и в силу своей гаусториальной функции извлекает запасные питательные вещества из стенки плода.

Столь своеобразное строение плода и семени могло возникнуть только в благоприятной экологической обстановке в условиях тропиков.

Отмеченные нами особенности морфо- и эмбриогенеза у *M. bambusoides* позволяют сделать следующее заключение.

Начальная фаза эмбриогенеза *M. bambusoides* не отличается от развития проэмбриональных фаз других видов злаков. В результате первого поперечного деления зиготы образуются апикальная (*ca*) и базальная (*cb*) клетки. Только производные апикальной клетки являются основным источником формирования проэмбрио.

С образованием периферического слоя клеток, названных нами эмбриодермой, развитие зародыша от проэмбриональной фазы переходит к собственно эмбриональной и сопровождается быстрым ростом его апикальной части и вычленением очагов закладок будущих основных органов зародыша.

Одним из первых эмбриональных зачатков во времени и пространстве возникает семядоля как целостная структура, формирующаяся за счет апикальных клеток проэмбрио. Никаких инициалей второй семядоли обнаружить нельзя в раннем эмбриогенезе *M. bambusoides*. Можно считать, что это положение в равной степени относится к начальному эмбриогенезу и других представителей злаков.

Латерально в основании морфологически оформившейся семядоли в срединной ее части происходит закладка точки роста стебля, окруженной валиком колеоптиле. Вслед за этим эндогенно возникает очаг меристематических клеток как будущий апекс корня.

Характерной чертой развития зародыша можно считать нарушение ориентации зародышевой оси, что выражается в повороте главным образом точки роста почечки и в меньшей степени точки роста корня в одну и ту же сторону. Развивающийся зародыш постепенно абсорбирует эндосперм и становится органом, в котором происходит отложение запасных питательных веществ. Эпидермис щитка выполняет гаусториальную функцию.

Плод типа *Melocanna* несомненно является модификацией плода типа сухой зерновки. Не исключена возможность, что разрастание стенки завязи обязано наличию, с одной стороны, исключительно благоприятной экологической среды, а с другой, — воздействию насекомых, укусы которых сопровождаются выделением физиологически активных веществ, стимулирующих разрастание.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. (1968). Эмбриогенез в роде *Triticum* L. (В связи с проблемами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков). Бот. ж., 53, 4. — Каден Н. Н. (1961). О подтипах зерновки. В сб.: Морфогенез растений. 2. — Петрова Л. Р. (1965). Морфология репродуктивных органов бамбука *Melocanna bambusoides* Trin. Бот. ж., 50, 9. — Петрова Л. Р. и М. С. Яковлев. (1968). Морфология и анатомия плодов и семян двух видов бамбука *Melocanna bambusoides* Trin. и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Бот. ж., 53, 12. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, I. — Яковлев М. С. (1970). (Yakovlev M. S.) On the embryology of *Melocanna bambusoides* Trin. Ann. bogor., 5, 2. — Яковлев М. С. (1971). Основные задачи в области изучения эмбриогенеза. В сб.: Проблемы эмбриологии. — Arber A. (1934). The *Gramineae*: a study of cereal, bamboo and grass. — Brandis D. (1907). An account of trees, shrubs, woody climbers, bamboos and palms indigenous or commonly cultivated in the British Indian Empire.

Ind. Tress: 682. — G o e b e l K. (1932). Organographie der Pflanzen. — G u i g n a r d J.-L., J.-Ch. M e s t r e. (1969). L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones. Bull. Soc. Bot. Fr., 116. — G u i g n a r d J.-L. et J.-Ch. M e s t r e. (1970). L'embryon des Graminées. Phytomorphol., 20, 2. — H a c c i u s B. u. K. L a k s h m a n a n. (1966). Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung von Kotyledon und Sprobscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba*, ein Beitrag zum Problem der sogenennten terminalen Blattorgane. Beit. Biol. Pflanzen, 42, 3. — M c C l u r e F. A. (1966). The bamboos: a fresh perspective. — S t a p f O. (1904). On the fruit of *Melocanna bambusoides* Trin., an endospermless viviparous genus of *Bambuseae*. Trans. Linn. Soc. Lond., Bot. ser., 2, 6. — S w a m y B. (1963). The origin of cotyledon and epicotyl in *Ottelia alismoides*. Beitr. Biol. Pflanzen, 39, 1. — S w a m y B. a. K. L a k s h m a n a n. (1962). Contributions to the embryology of the *Najadaceae*. J. Ind. Bot. Soc., 41, 2. — S w a m y B. a. D. P a d m a n a b h a n. (1962). A reconnaisance of angiosperm embryogenesis. J. Ind. Bot. Soc., 41, 3. — V a i d K. M. (1962). Vivipary in bamboo *Melocanna bambusoides* Trin. J. Bombay Nature. Histor. Soc., 59, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 IX 1972).

УДК 581.3 : 582.715

В. Ю. Мандрик и Л. В. Голышкин

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *CRASSULACEAE*

С 3 рисунками

V. YU. M A N D R I K AND L. V. G O L Y S H K I N. EMBRYOLOGICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *CRASSULACEAE*

Исследовано развитие женских генеративных структур, эндосперма и зародыша у четырех ценных в декоративном и лекарственном отношении видов — *Sempervivum thomajery* Thom., *S. hirtum* Jusl., *Rhodiola rosea* L., *Sedum maximum* Suter — суккулентов из сем. *Crassulaceae*. Установлен процент прорастания семян разных сроков хранения и проведено гистохимическое исследование. Определено,что наилучшую всхожесть дают свежие семена исследованных видов или семена первых семи недель хранения.

Суккуленты из сем. *Crassulaceae*, произрастающие в Закарпатье, имеют определенное хозяйственное значение как декоративные (*Sempervivum hirtum* Jusl. и *Sedum maximum* Suter), а также как ценные лекарственные и медоносные растения (*Rhodiola rosea* L. и *Sedum maximum* Suter); в частности известно (Саратиков и др., 1969), что препараты *Rhodiola rosea* L., подобно препаратам женьшеня и элеутерококка, обладают стимулирующими и адаптогенными свойствами.

Мы поставили своей задачей выяснить возможности введения в культуру четырех вышеуказанных видов. В природных условиях эти растения размножаются преимущественно вегетативно, однако первые успехи культивирования их, а также ведение генетико-селекционных работ связаны с половым размножением и образованием семян. Несомненно, что введение в культуру местных дикорастущих форм требует изучения биологии цветения исследуемых растений, в частности таких звеньев эмбрионального процесса, как развитие женских генеративных структур, эндосперма и зародыша, а также исследование жизнеспособности семян.

Объекты нашего исследования — *Sempervivum thomajery*, *S. hirtum*, *Rhodiola rosea*, *Sedum maximum* относятся к разным подсемействам и секциям *Crassulaceae*, в связи с чем сравнительно-эмбриологическое исследование их представляется тем более интересным.

Литературные сведения, касающиеся развития женских генеративных структур у видов сем. *Crassulaceae*, находим в работах Шнарфа (Schnarf, 1929, 1931). Более детальное сравнение представителей разных родов семейства провел Мауритсон (Mauritzon, 1933). Однако все эти работы не ка-

саются исследуемого нами материала, а литературные сведения по эмбриологическому изучению *Rhodiola rosea* вообще отсутствуют.

Согласно литературным данным, количество хромосом у исследованных нами видов следующее: *Sempervivum hirtum* 2n =38 (Lesiger, 1961; Uhl, 1961), *Rhodiola rosea* 2n=22 (Levan, 1935, 1961; Löve A. a. D. Löve, 1956; Жукова, 1966), *Sedum maximum* 2n=24, 48 (Baldvin, 1937, 1939); 2n=36 (Sugiura, 1937); 2n=48 (Polya, 1949; Banach-Pogan, 1958) (цит. по кн.: Хромосомные числа цветковых растений, 1969). Материал для исследования был собран нами в разных местах Карпатской дуги в пределах Закарпатья. Местом сбора *Sempervivum hirtum* Jusl. (подсем. *Sempervivoidae*, секция *Jovisbarba* DC.) был заповедник Великая Уголька. *Rhodiola rosea* (подсем. *Sedoideae*, секция *Eu-Rhodiola* Schrenk, ряд *Rosea* Praeger.) собрана на Свидовецком хребте на высоте 1888 м, на вершине горы Говерла на высоте 2058 м и на территории ботанического сада Ужгородского госуниверситета, куда она была нами перенесена. *Sedum maximum* Suter (подсем. *Sedoideae*, секция *Telephium* S. F., подсекция *Erecticaulia*, ряд *Eu-Telephiae* A. Bor.) собран в Великой Угольке. Исключением является вид *Sempervivum thomajery* Thom., собранный на Герлаховском хребте в зоне Высоких Татр на высоте 1770 м и перенесенный нами в ботанический сад.

Для фиксации применялась смесь Карнуа, Навашина и Чемберлена. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с последующей подкраской цитоплазмы эритрозином, а также по Фёльгену реактивом Шиффа с подкраской цитоплазмы светлым зеленым.

С целью определения жизнеспособности семян у ценных лекарственных растений *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* нами проводился гистохимический анализ семян согласно методике Н. В. Цингер и В. А. Поддубной-Арнольди (1959), а также проращивание семян по методу В. Крокер и Л. Бартон (1955) и А. М. Константиновой (1960 г.). Были применены реакции на пероксидазу (нади-реактив), дегидразу (метиленовый синий), аскорбиновую кислоту (10% водный раствор азотнокислого серебра в 1% растворе уксусной кислоты), сульфгидрильные группы (ацетат цинка и нитропруссид натрия), гетероауксин (железоаммиачные квасцы в серной кислоте), на крахмал (раствор Люголя), жиры (Судан III), аминокислоты (нингидрин) и дубильные вещества (хлорное железо). Реакции проводились согласно методическим указаниям Г. М. Роскина (1946) и И. А. Паламарчук, Г. Д. Веселовой (1965).

Развитие женских генеративных структур

Заложение цветочных почек у исследуемых видов протекает в третьей декаде июня, за исключением *Sedum maximum*, у которого они начинают развиваться в первой декаде сентября. Что касается появления цветочных почек у *Rhodiola rosea*, перенесенной нами в ботанический сад, то они возникают значительно раньше, чем в условиях высокогорья. Уже к 5 IV на верхушке цветочных побегов наблюдается большое количество цветочных почек. Формирование завязей у *Sempervivum hirtum* приурочено в среднем к 10 VII, а у *Sempervivum thomajery* к 11 VII, у *Rhodiola rosea* в естественных условиях — к 4 VII, а в условиях ботанического сада — примерно к 11 IV, у *Sedum maximum* завязи развиваются во второй декаде сентября.

У всех отмеченных видов, как известно, гинецей апокарпный. Плацентация угловая, а согласно классификации плацентации для сем. *Crassulaceae* по Мауритсону (1933) — нормальная. Семяпочки на первых порах развития атропные, с завершением внешней дифференциации становятся анатропными. Первым возникает валик внутреннего интегумента. Едва заметное начало внутреннего интегумента наблюдается на стадии заложения в нуцеллусе первичной археспориальной клетки и отчленения париетальной.

У всех исследуемых нами видов в субэпидермальном слое нуцеллуса дифференцируется только одноклеточный археспорий. Претерпев митотическое деление, первичная археоспориальная клетка делится и образует

париетальную клетку и клетку вторичного археспория. Париетальная делится периклинально и образует от 1 до 3 кроющих клеток. Так, у видов *Sempervivum* мы наблюдали две—три, у *Rhodiola rosea* одну, а у *Sedum maximum* — одну и, в редких исключениях, две кроющие клетки.

Таким образом, археспорогенез у исследуемых видов относится ко II типу женского археспория по классификации В. А. Поддубной-Арнольди (1964). Это согласуется с данными Мауритсона (1933) для других видов и родов *Crassulaceae*, однако он отмечает, что у исследованных им *Rosularia pallida* L. и *Crassula nemorosa* L. первичный археспорий может быть представлен даже четырьмя клетками, но в таком случае только одна приступает к мейозу и дает тетраду. Изредка у *Rosularia* при наличии двух-трех клеточного археспория образуются две-три тетрады.

Позже начинает развиваться внешний интегумент. Он растет быстрее, и оба покрова достигают вершины нуцеллуса к моменту образования макроспор и каждый самостоятельно образует микропиле, внешний — экзостом, внутренний — эндостом.

Как внешний, так и внутренний интегументы двухслойные. Полностью дифференцированная семяпочка анатропная, красинуцеллятная с двумя интегументами.

К моменту полной внешней дифференциации семяпочка сильно удлиняется за счет активных митотических делений меристематических клеток халазальной зоны нуцеллуса. Это приурочено ко времени тетрадообразования. Особенно сильно удлинены семяпочки у *Sedum maximum*, менее всего — у *Sempervivum thomajery*. Длина семяпочек у разных родов и видов сильно варьирует. Так, у *Sempervivum thomajery* длина семяпочки достигает 437 микрон, у *S. hirtum* — 608 микрон, у *Rhodiola rosea* — 513 микрон, а у *Sedum maximum* — 1092 микрона.

Вторичная археспориальная клетка приступает к мейозу и становится материнской клеткой макроспор. Начало образования тетрад макроспор у *Sempervivum thomajery* и *S. hirtum* происходит во второй декаде июля. У *Rhodiola rosea* этот процесс был нами отмечен в естественных условиях в первой декаде июля, а в условиях ботанического сада — во второй декаде апреля. Тетрадообразование в семяпочках *Sedum maximum* протекает в третьей декаде сентября. Расположение макроспор в тетрадах у всех видов преимущественно линейного типа, но для *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* характерно также и тетраэдрическое. Мауритсон (1933) отмечает у исследованных им видов *Crassulaceae* линейное расположение макроспор, а для *Echeveria agavoides* L., кроме линейного, также и Т-образное.

Зародышевой мешок у всех исследованных нами видов развивается преимущественно из халазальной макроспоры. У *Sempervium thomajery* он развивается из халазальной и средней макроспоры, лежащей над халазальной. Наиболее изменчива в этом отношении *Rhodiola rosea*, у которой возможны три случая развития — из халазальной, эпихалазальной и микропилярной макроспор.

Мауритсон (1933) отмечает, что для *Crassulaceae* характерно развитие женского гаметофита из халазальной макроспоры, и только как исключение он указывает, что у *Sempervivum alpinum* Wetst. началу развития зародышевого мешка дает средняя макроспора, расположенная над халазальной. Таким образом, у *Sempervivum* и *Rhodiola* нет четкой закономерности в отношении того, какая макроспора станет материнской в процессе образования женского гаметофита. Возможно, эта вариабельность свидетельствует о более примитивных чертах рода *Sempervivum* L. по сравнению с *Sedum* L., из которого была выделена *Rhodiola rosea* L. (*Sedum rhodiola* DC., *S. roseum* Scop.).

Длительность сохранения конкурентной способности макроспор при образовании зародышевого мешка у отмеченных видов не превышает момента образования двухъядерного зародышевого мешка. К этому времени остальные макроспоры дегенерируют. Изложенное согласуется с данными Якобсон-Счасной (Jacobson-Stiasny, 1913, — цит. по: Mauritzon, 1933) для исследованных ею видов рода *Sempervivum*.

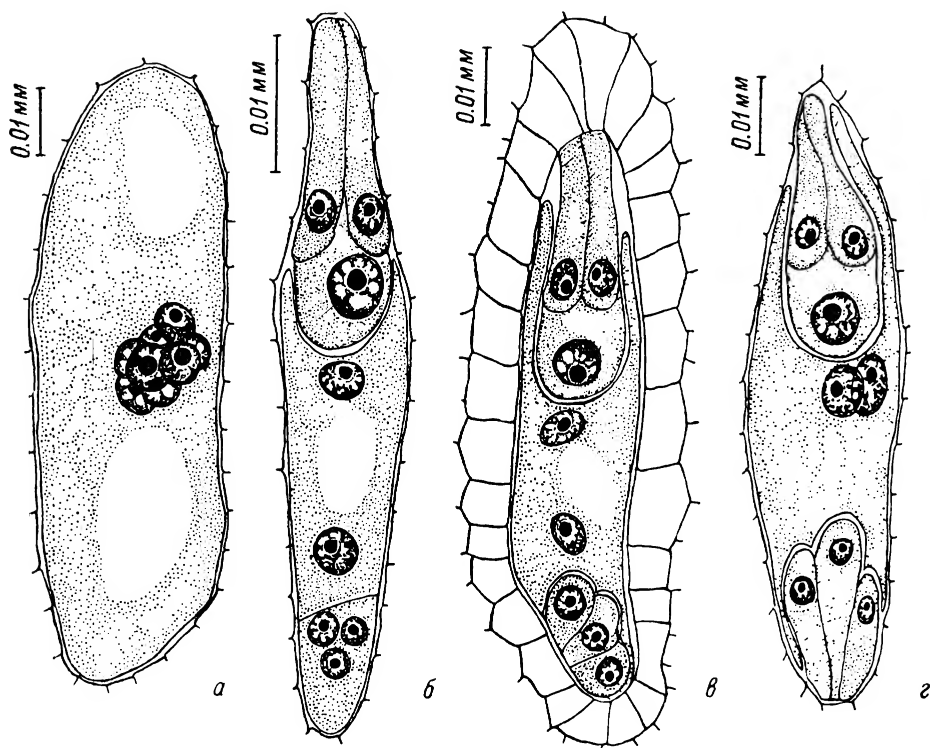


Рис. 1. Зародышевые мешки у исследованных видов сем. *Crassulaceae*.

а — отсутствие дифференциации и поляризации в зародышевом мешке у *Rhodiola rosea* L.; *б* — дифференцированный зародышевый мешок у *Sempervivum hirtum* Jusl.: *в* — дифференцированный зародышевый мешок у *Rhodiola rosea* L.; *г* — дифференцированный зародышевый мешок у *Sedum maximum* Suter.

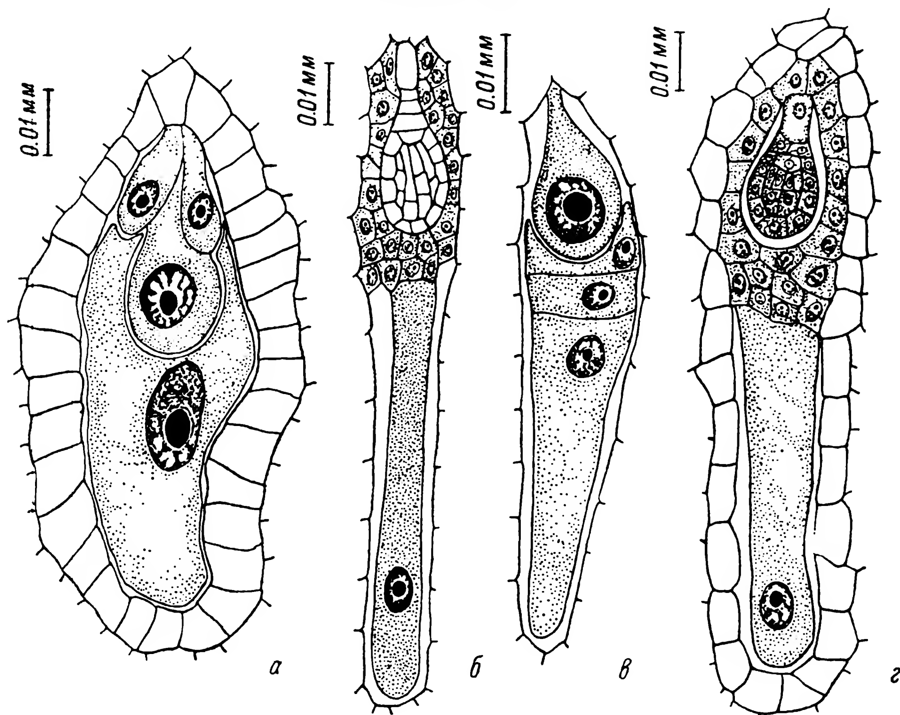


Рис. 2. Зародышевые мешки у исследованных видов сем. *Crassulaceae*.

а — зрелый зародышевый мешок у *Sempervivum thomajery* Thom.; *б* — многоклеточный зародыш и вторичный эндоспермальный гаусторий у *Sempervivum thomajery* Thom; *в* — зигота, эндосперм и первичный эндоспермальный гаусторий у *Sedum maximum* Suter; *г* — многоклеточный зародыш, клеточный эндосперм и первичный эндоспермальный гаусторий у *Sedum maximum* Suter.

Мы наблюдали все три митотические деления, в итоге которых образуется зародышевый мешок нормального типа. У всех исследованных нами видов развитие зародышевого мешка, согласно классификации зародышевых мешков по И. Д. Романову (1945), протекает по *Polygonum* — типу. Дифференциация его элементов осуществляется без каких-либо отклонений от нормы. Только однажды у *Rhodiola rosea* мы наблюдали аномальное явление — 8-ядерный зародышевый мешок, лишенный поляризации и дифференциации (рис. 1, *а*). Все ядра в таком случае сосредоточены в центре зародышевого мешка, а полюсы заняты крупными вакуолями. Следует отметить, что материал был нами собран на Свидовецком хребте на высоте 1888 м.

Зародышевые мешки имеют удлиненную форму. Длина примерно в 3—5 раз превышает ширину и только у *Sempervivum thomajery* зародышевый мешок был несколько шире. Все виды характеризуются нормально развитым яйцевым аппаратом, сильно удлиненными синергидами. Антиподальный аппарат состоит из трех антипод, расположение их может варьировать (рис. 1, *б*, *в*, *г*, рис. 2, *а*). У *Rhodiola rosea* встречается линейное расположение макроспор, в то время как у *Sempervivum hirtum* нередко три антиподальных ядра находятся в одной клетке. Антиподы у всех видов эфемерны и полностью дегенерируют к моменту образования вторичного ядра. Слияние полярных ядер происходит вблизи яйцеклетки. Дегенерация синергид на данном этапе прогрессирует, однако деструктивные остатки их еще наблюдаются.

Таким образом, у *Sempervivum thomajery* к 19 VII, у *S. hirtum* к 25 VI, у *Rhodiola rosea* в естественных условиях к 10 VII, а в условиях ботанического сада в третьей декаде апреля женский гаметофит оказывается полностью сформированным. У *Sedum maximum* вышеотмеченный процесс завершается к концу третьей декады сентября.

Развитие эндосперма и зародыша

Развитие эндосперма начинается вскоре после оплодотворения. У исследованных нами толстянковых деление первичного ядра эндосперма, как и других покрытосемянных, всегда предшествует делению зиготы. Для сем. *Crassulaceae* понятие эндосперма тесно сочетается с понятием гаусториев.

У всех исследованных нами видов эндосперм целлюлярного типа. Согласно классификации типов эндосперма, предложенной для сем. *Crassulaceae* Мауритсоном (1933), эндосперм у *Sempervivum thomajery* можно отнести к *Tatrae*-типу. При развитии эндосперма по этому типу после первого деления первичного ядра эндосперма вначале закладывается поперечная перегородка, и вся полость центральной клетки разделяется на две большие клетки с большими ядрами — микропилярную и халазальную, вакуолизация клеток незначительная. Последующие перегородки также имеют поперечное направление, вследствие чего возникает несколько этажей клеток. Только значительно позже появляются продольные, радиальные и тангентальные перегородки. На этом этапе развития клетки эндосперма невелики и сильно вакуолизованы.

Одновременно с заложением продольных перегородок нижняя клетка эндосперма, прилегающая к зоне халазы, удлиняется и образует эндоспермальный гаусторий (рис. 2, *б*). Цитоплазма гаустория плотнее цитоплазмы остальных эндоспермальных клеток, крупнозернистая и очень интенсивно окрашивается цитоплазматическими красителями. Таким образом, эндоспермальный гаусторий, согласно классификации эндоспермальных гаусториев по Мауритсону, носит вторичный характер в отличие от первичных эндоспермальных гаусториев у растений других родов *Crassulaceae*, гаустории которых развиваются из халазальной клетки эндосперма, образовавшейся после первого деления первичного ядра эндосперма.

В некоторых случаях у того же *Sempervivum thomajery* мы наблюдали отклонения от вышеуказанного процесса развития эндосперма по *Tatrae*-типу и от остальных типов развития эндосперма, описанных Мауритсоном для исследованных им представителей сем. *Crassulaceae*. Так, нами было отмечено заложение только одной поперечной перегородки после первого деления первичного ядра эндосперма, а при последующих делениях — возникновение перегородок продольной ориентировки.

У *Sedum maximum* развитие эндосперма, согласно классификации Мауритсона, идет по *Acre*-типу. В этом случае первая перегородка возникает поперечно. Образовавшаяся после такого деления нижняя халазальная клетка больше не делится, а, удлиняясь, образует эндоспермальный гаусторий (рис. 2, *в*, *г*). Верхняя клетка микропилярная, претерпевает два деления, в результате чего возникают две взаимноперпендикулярные перегородки, разделяющие всю клетку на квадранты. Последующие поперечные и продольные деления содействуют образованию многоклеточного эндосперма. Таким образом, эндоспермальный гаусторий у *Sedum maximum* по происхождению первичный.

У *Rhodiola rosea* как первое, так и последующие деления сопровождаются заложением поперечных перегородок и только позже возникают продольные радиальные и тангентальные перегородки. Образования эндоспермальных гаусториев нами не наблюдалось. Следует отметить, что эндоспермальные гаустории у исследованных суккулентов — как первичного, так и вторичного происхождения. Согласно классификации халазальных эндоспермальных гаусториев *Crassulaceae*, предложенной Мауритсоном, обнаруженные нами эндоспермальные гаустории у видов *Sempervivum* и *Sedum* следует отнести к *Sempervivum*-типу, так как они благодаря активному росту сильно удлинены и быстро достигают зоны халазы.

Возникновение эндоспермальных гаусториев при целлюлярном типе эндосперма некоторыми эмбриологами (Schürhof, 1926) оценивается как явление прогрессивное; это отмечается В. А. Поддубной-Арнольди (1964), которая характеризует частое присутствие эндоспермальных гаусториев при клеточном типе эндосперма как признак вторичный, имеющий систематическое значение.

Якобсон-Счасна (1913, — цит. по: Mauritzon, 1933) отмечает, что у некоторых исследованных ею видов *Sempervivum* зигота иногда делилась ранее, чем первичное ядро эндосперма. Мы наблюдали такое явление только однажды у *Sempervivum thomajery*. В данном случае пятиклеточный зародыш сочетался с двуклеточным эндоспермом. Согласно литературным данным (Mauritzon, 1933), и основываясь на исключительной редкости этой картины среди наших препаратов, мы можем предположить, что подобное явление для изученных нами растений совершенно нехарактерно и является отклонением от нормальных взаимоотношений развивающегося зародыша и эндосперма.

У изученных нами видов, как и у других представителей сем. *Crassulaceae*, эмбриогенез, согласно классификации развития зародышей по Джогансену (Johansen, 1950), протекает по *Caryophyllad*-типу.

У *Sempervivum thomajery*, как правило, зигота приступает к делению, когда эндосперм достигает восьмиклеточной стадии развития. Первое деление зиготы у всех отмеченных видов суккулентов протекает с заложением поперечной перегородки, вследствие чего образуются две клетки — базальная *cb* и апикальная *ca* (рис. 3). В дальнейшем *cb* не делится и зародыш полностью развивается из апикальной клетки.

В отличие от схемы Мауритсона развитие зародыша у *Sempervivum thomajery* протекает оригинально и не совпадает ни с одним из выделенных им типов. Так, после первого деления зиготы, вследствие которого образуются апикальная клетка *ca* и базальная *cb*, наступает второе деление, при котором клетка *ca* делится поперечной перегородкой на *cd* и *cc*; в свою очередь *cd* делится на *ci* и *m*. Клетка *m* после повторного деления образует клетки *f* и *h*; *ci* интенсивно делится взаимноперпендикулярными перегородками и образует комплекс попарнолежащих клеток, входящих в состав

подвеска. Параллельно клетка *cc* делится сначала продольной, а затем поперечной перегородкой, образуя квадранты, последующие деления дают октанты *l* и l^1. В дальнейшем образуется шарообразный зародыш. Дифференциация зародыша осуществляется следующим образом: клетка *cb* превращается в крупный агрессивный гаусторий, комплекс клеток, производных *ci* и *f* (*f* и f^1), входят в состав подвеска, а клетки (*h* и h^1), возникшие вследствие поперечного деления *h* (гипофиза), дают начало

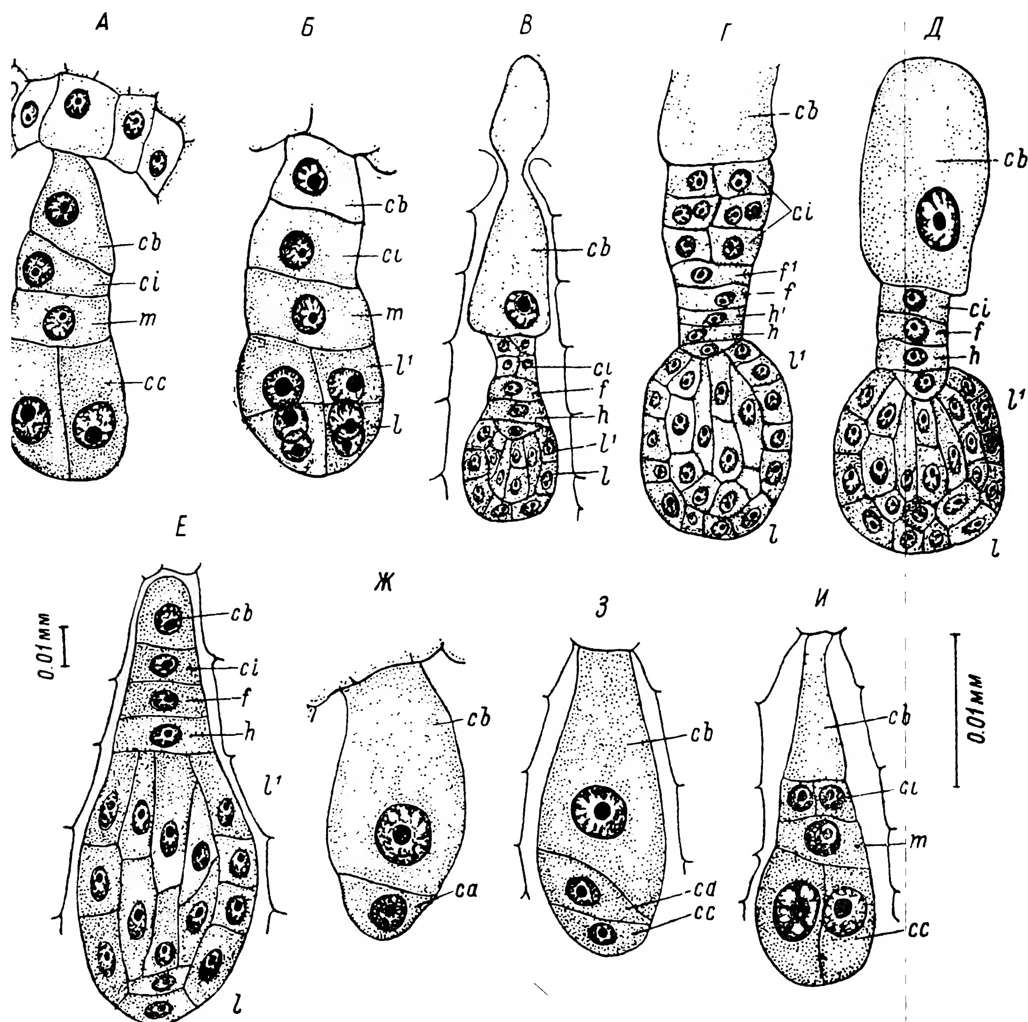


Рис. 3. Развитие зародыша у *Sempervivum thomajery* Thom. (*А*, *Б*, *В*, *Г*, *Д*), многоклеточный зародыш у *Rhodiola rosea* L. (*Е*) и начальные этапы развития зародыша у *Sedum maximum* Suter (*Ж*, *З*, *И*).

Пояснения в тексте.

конусу нарастания корня. Что же касается всех клеток, происходящих от *cc* (*l* и l^1), то последние участвуют в дифференциации семядолей (*l*) и подсемядольного колена (l^1) (рис. 3, *А*, *Б*, *В*, *Г*).

Мауритсон (1933) отмечал, что для рода *Sempervivum* возможны разные вариации процесса развития зародыша. У *S. thomajery* нами наблюдалась и другая вариация, отличная от вышеописанной. Это касается в основном подвеска. В данном случае клетка *m* делится на *h* и *f*, а *ci* больше не делится и входит в состав подвеска. Остальные деления соответствуют вышеизложенному описанию (рис. 3, *Д*).

Эмбриогенез у *Rhodiola rosea* происходит следующим образом: зигота делится на базальную *cb* и терминальную *ca* клетки. Далее следует попе-

речное деление *ca* на *cd* и *cc*; *cd*, повторно делясь, образует клетки *ci* и *m*; *m* претерпевает последующее деление и возникают клетки *f* и *h*. Таким образом, шарообразный зародыш имеет подвесок, состоящий из трех клеток; *h* представляет собой гипофиз и дает начало конусу нарастания корня. а *cc*, делясь продольной и поперечной перегородками, — всем остальным составным частям зародыша; *cb* образует подвесочный гаусторий (рис. 3, *Е*).

У *Sedum maximum* зигота делится на очень малую линзовидную — апикальную клетку *ca* и крупную базальную *cb*. Клетка *ca* делится поперечно на *cd* и *cc*; *cd*, делясь, образует клетки *ci* и *m*; *ci* и *cc* (рис. 3, *Ж*, *З*, *И*) делятся продольно, а затем снова поперечно, образуя квадранты. Таким образом, весь начальный ход эмбриогенеза соответствует процессу, описанному Суэжем (Soueges, 1927, — цит. по: Магешвари, 1954) для *Sedum acre*. Из производных клеток *cc* (l и l^1) образуется конус нарастания стебля и семядоли (l), а из l^1 образуется подсемядольное колено. Клетка *m*, делясь поперечно, образует *f* и *h*, из которых клетка *h* дает в дальнейшем начало конусу нарастания корня, а *f* и группа клеток производных *ci* формирует подвесок. Клетка *cb*, как и у предыдущих видов, дает гаусторий.

Таким образом, у исследованных нами видов сем. *Crassulaceae* из клеток *cc* образуется конус нарастания стебля, семядоли, гипокотиль и инициальная клетка центрального цилиндра корня, а из *cd* — инициальная клетка коры корня и подвесок.

Согласно классификации типов развития зародыша по Суэжу (1939), эмбриогенез у исследованных нами видов можно отнести к IV мегархитипу, второму периоду серии A^1, где *cd* образует инициальную клетку коры корня, чехлик и подвесок, *cc* принимает участие в построении остальных элементов тела зародыша, а *cb* дает только гаусторий. Сходное развитие зародыша отмечает М. С. Яковлев (1958) для сем. *Saxifragaceae*, что свидетельствует о близких родственных связях *Crassulaceae* и *Saxifragaceae*.

Подвесочный гаусторий у исследованных видов *Sempervivum* (рис. 3, *В*) представляет собой сильно разросшуюся базальную клетку. Гаусторий в ходе эмбриогенеза приобретает агрессивный характер и выходит за пределы семяпочки, но ядро гаустория мы всегда наблюдали в той части, которая была в пределах семяпочки.

Всхожесть семян

В результате исследования всхожести семян в лабораторных условиях у ценных в лекарственном отношении *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* установлено, что процент прорастания и начало появления первых проростков находятся в обратной зависимости от сроков хранения семян. Из числа семян *Rhodiola rosea*, собранных нами на каменистых россыпях восточного склона Свидовецкого хребта (1888 м), после 50 дней хранения проросло 7.5% , а после 277 дней хранения семена стали полностью нежизнеспособными. В то же время в ботаническом саду созревание семян у *Rhodiola rosea* происходит почти на два месяца раньше нежели в естественных местообитаниях, и после семинедельного хранения (50 дней) сохранили всхожесть 38% . Разница по сравнению с предыдущим показателем — 30.5% . У семян *Sedum maximum* после 50 дней хранения процент прорастания был равен 18. Это в 2 раза ниже, чем у *Rhodiola rosea*, перенесенной нами в ботанический сад, ибо *Sedum maximum* произрастает в ботаническом саду в своем естественном местообитании.

В зависимости от климатических условий (высота над уровнем моря) семена *Rhodiola rosea* дают различный процент прорастания. В низинной зоне семена этого растения прорастают значительно лучше, чем в высокогорном поясе, при этом процент прорастания оказывается даже выше, чем у *Sedum maximum*, который является характерным низинным суккулентом. В связи с этим *Rhodiola rosea* может быть с успехом введена в культуру в низинных условиях как ценное лекарственное растение, в случае получения положительных результатов биохимического анализа.

Гистохимическое исследование семян

Для определения жизнеспособности и активности прорастания у суккулентов *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* мы провели гистохимическое исследование свежесобранных семян. В литературе мы не встречали сведений по гистохимии семян исследуемых нами видов как и вообще для растений сем. *Crassulaceae*.

Мы исследовали наличие в семенах окислительных ферментов физиологически активных и пластических веществ.

Очень важным дыхательным ферментом является пероксидаза, наличие ее определяет окислительный режим семян. В семенах как *Rhodiola rosea*, так и *Sedum maximum* обнаружена значительная реакция на пероксидазу. Эндосперм ко времени созревания семян полностью поглощается зародышем и в дальнейшем речь будет идти только о зародыше. В покровах зрелых семян наличие фермента не обнаружено. Терминальный фермент дыхания — цитохромоксидаза — дает тоже интенсивную реакцию в семенах обоих видов. Дегидразы — важные окислительные ферменты — выражены как у *Rhodiola rosea*, так и у *Sedum maximum* слабее. Аскорбиновая кислота локализуется по периферии зародышевой ткани. Гетероауксин — естественный стимулятор роста, наличие его в спелых семенах свидетельствует об активной способности семян к прорастанию. У обоих видов отмечена интенсивная реакция, однако у *Rhodiola rosea* этот фермент присутствует в большем количестве и локализуется по периферии зародышевой ткани.

Количество SH-групп у *Sedum maximum* незначительно, а у *Rhodiola rosea* реакция на сульфогидрильные соединения отсутствует.

Из пластических веществ нами определялись крахмал, масла и аминокислоты. В спелых семенах *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* реакция на крахмал весьма незначительная. На масла реакция у обоих видов очень интенсивная. Эти данные согласуются с данными В. А. Поддубной-Арнольди (1958) и Н. В. Цингер (1958), показавшими, что в эндосперме зрелого семени крахмал очень часто совмещается с маслом. При созревании семян масла синтезируются более интенсивно и в зрелом семени полностью вытесняют крахмал. На аминокислоты у обоих видов реакции были незначительные. На дубильные вещества нами была установлена весьма слабая реакция в семенных оболочках у *Sedum maximum* и сравнительно более четкая в клеточных оболочках у *Rhodiola rosea*.

Таким образом, можно констатировать, что наиболее важные окислительные ферменты в зрелом семени у исследованных в этом отношении *Rhodiola rosea* и *Sedum maximum* встречаются в значительном количестве и только дегидраз у *Sedum maximum* меньше, чем у *Rhodiola rosea*.

Среди физиологически активных веществ сильно выражена реакция на гетероауксин у обоих видов. Реакции на аскорбиновую кислоту положительные, а у *Rhodiola rosea* реакция на SH-группы не обнаружена.

Среди пластических веществ интенсивна реакция на масла у обоих видов.

Интенсивность гистохимических реакций после длительного хранения (277 дней) сводится к минимуму. Реакции на пероксидазу, цитохромоксидазу и гетероауксин у таких семян полностью отсутствуют. Гистохимическое исследование только что созревших семян свидетельствует о высокой жизнеспособности их по созревании и в течение первых семи недель хранения.

Опыты показали, что семена указанной продолжительности хранения можно успешно применять для посева.

Итоги сравнительно-эмбриологических исследований свидетельствуют о том, что у вышеуказанных представителей сем. *Crassulaceae* есть определенные отличия в ходе эмбриональных процессов, проявляющиеся в расположении макроспор в тетрадах, в исходной макроспоре для развития зародышевого мешка, в расположении антипод, но, что самое характерное и имеет определенное систематическое значение — это вариации в развитии эндосперма и зародыша и в наличии эндоспермальных гаусториев.

Что касается *Rhodiola rosea*, то у нее нами было обнаружено превращение первично обоеполых цветков в однополые, что приводит к стерильности интерсексов и к развитию только мужских и женских цветков. Первичная интерсексуальность приводит к стерильности гинецея в мужских цветках. Интенсивный рост и развитие пыльников обусловливают недоразвитие семяпочек. Как правило, количество семяпочек в завязях в этом случае не превышает двух—трех (нормальное же количество — обычно в пределах 8—12 семяпочек в завязи). Однако большинство семяпочек дегенерирует еще на стадии заложения археспориальной клетки, когда в пыльниках уже развиты микроспороциты. Только некоторые семяпочки успевают достигнуть стадии образования тетрад макроспор, после чего они обычно тоже дегенерируют. Таким образом, дегенерация гинецея приводит к превращению первично морфологически двуполых цветков в функционально мужские.

Что касается стерильности андроцея в функционально женских цветках, то пыльники дегенерируют в тот момент, когда в семяпочках образуются тетрады макроспор. Спорогенные клетки пыльников дегенерируют, не приступив в мейозу.

ЛИТЕРАТУРА

Крокер В. Л., Барнтон. (1955). Физиология семян. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Паламарчук И. А., Т. Д. Веселова. (1969). Изучение растительной клетки. — Поддубная-Арнольди В. А. (1958). Исследование процесса оплодотворения у некоторых покрытосеменных растений на живом материале. Бот. ж., 43, 2. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Романов И. Д. (1945). Эволюция зародышевых мешков покрытосеменных растений. Докт. диссерт., Ташкент. — Роскин Г. И. (1946). Микроскопическая техника. — Саратиков А. С., Е. А. Краснов, Л. Т. Хтынина, Л. М. Дувидзон. (1969). Выделение и исследование индивидуальных веществ из Родиолы розовой и четырехлистной. Научн. зап. Томск. мед. инст. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Цингер Н. В., В. А. Поддубная-Арнольди. (1959). Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидей. В кн.: Эмбриологические исследования покрытосеменных. Тр. Гл. бот. сада АН СССР. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. В кн.: Проблемы ботаники, III. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. — Mauritzon J. (1933). Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — Schnarf K. (1931). Vergleichenden Embryologie der Angiospermen. — Souеges R. (1939). Embriogénie et classification. X Actual scient. et industr.

Ужгородский государственный университет.

(Получено 12 VII 1971).

УДК [581.44+57] : 582.572.4

Е. А. Селиванова-Городкова

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ ПОБЕГОВ *PODOPHYLLUM HEXANDRUM* ROYLE И *P. PELTATUM* L.

С 6 рисунками

E. A. SELIVANOVA-GORODKOVA. MORPHOLOGY AND BIOLOGY PECULIARITIES OF SHOOTS OF *PODOPHYLLUM HEXANDRUM* ROYLE AND *P. PELTATUM* L.

«. . . если какая-либо нелепость стала рутиной, то чем нелепость абсурднее, тем труднее ее уничтожить».

А. Н. Крылов. «Мои воспоминания» (1945 : 116).

В статье опровергается ошибочное мнение о надпазушном цветке и надпазушной цветоножке («. . . pedunculus supra axillaris») у *Podophyllum hexandrum* Royle s. l., поскольку онтогенетическое развитие, анатомическое строение и т. д. показывают, что одиночный цветок его расположен на верхушке осевого побега.

Описаны фертильные побеги *P. hexandrum* s. l. с неразвитым надземным стеблем, прослежено развитие цветков и плодов названных побегов в онтогенезе.

Рассмотрены три типа весеннего роста побегов геофитов (проантов и др.), отличные от развития подофилла; впервые наблюдался выход побега геофита, не защищенного листьями, бутоном вверх из почечных чешуй еще в почве.

Жак Камбессед (Cambessedes, 1844 : 10) в книге В. Жакмон (V. Jacqemont «Voyage dans l'Inde») при описании *Podophyllum hexandrum* Royle назвал его цветок и цветоножку надпазушными («floribus supra axillaribus» . . . «pedunculus supra axillaris»), тогда как на самом деле цветок этого вида подофилла расположен, как обычно, на верхушке осевого побега, на чем мы остановимся ниже.

Неправильное морфологическое определение, вошедшее в первоописание, укоренилось в систематических диагнозах и удерживается на протяжении более 125 лет. Гукер и Томсон (Hooker f. a. Thomson, 1855 : 232) приводят его как в родовом, так и в видовом диагнозе подофилла («pedunculus supra axillaribus»), причем названные авторы утверждают, что эта свеообразная черта отсутствует у американского вида *Podophyllum peltatum* L. Действительно, ничего подобного нет в диагнозах у А. Декандоля (De Candolle, 1824) при описании сем. *Podophyllaceae*, рода и вида, а также и у других авторов, описывающих *P. peltatum*.

Р. Четтерджи (Chatterjee, 1953 : 343) в систематической обработке индийских подофиллов для *P. hexandrum* [1] указывает, что цветок на прямой цветоножке развивается на черешке верхнего листа: «. . . flower . . . develops on an erect pedicel on the petiole of the upper leaf . . .»). В систематической обработке сем. барбарисовых Четтерджи (1953 : 44 и 45) дважды отмечает, что одиночный цветок *Podophyllum hexandrum* и его разновидности помещаются на черешке верхнего листа («Flower placed on the petiole of the upper leaf»). Близкое к этому определение встречается и в работах других авторов (например, у Dietrich, 1841—1843; Coventry, 1923; Chittenden, 1951; Krishnamurthy и др., 1965; Senior, 1965, и др.). Однако цветки видов подофилла не могут относиться к эпифильным, подобно *Phyllonoma ruscifolia* Willd. и др., у которых соцветие, расположенное на срединной жилке истинного листа, образуется иногда из листовой меристемы (Velenovsky, 1905 : 608; Goebel, 1932 : 1675; Corner, 1958,

[1] Видовое название приводится в статье согласно нашему пониманию (Селиванова-Городкова, 1969). В разное время род *Podophyllum* относился систематиками к разным семействам и даже к разным порядкам (Селиванова-Городкова, 1958). Названные в заглавии виды подофилла — известные лекарственные растения. Лечебный препарат — подофиллин допущен к широким клиническим испытаниям Фармакологическим комитетом Министерства здравоохранения СССР. Подофиллы считаются также декоративными растениями (подробнее: Селиванова-Городкова, 1958, 1959, 1966, 1971; Кузнецова и др., 1959; Селиванова-Городкова, Кузнецова, 1966).

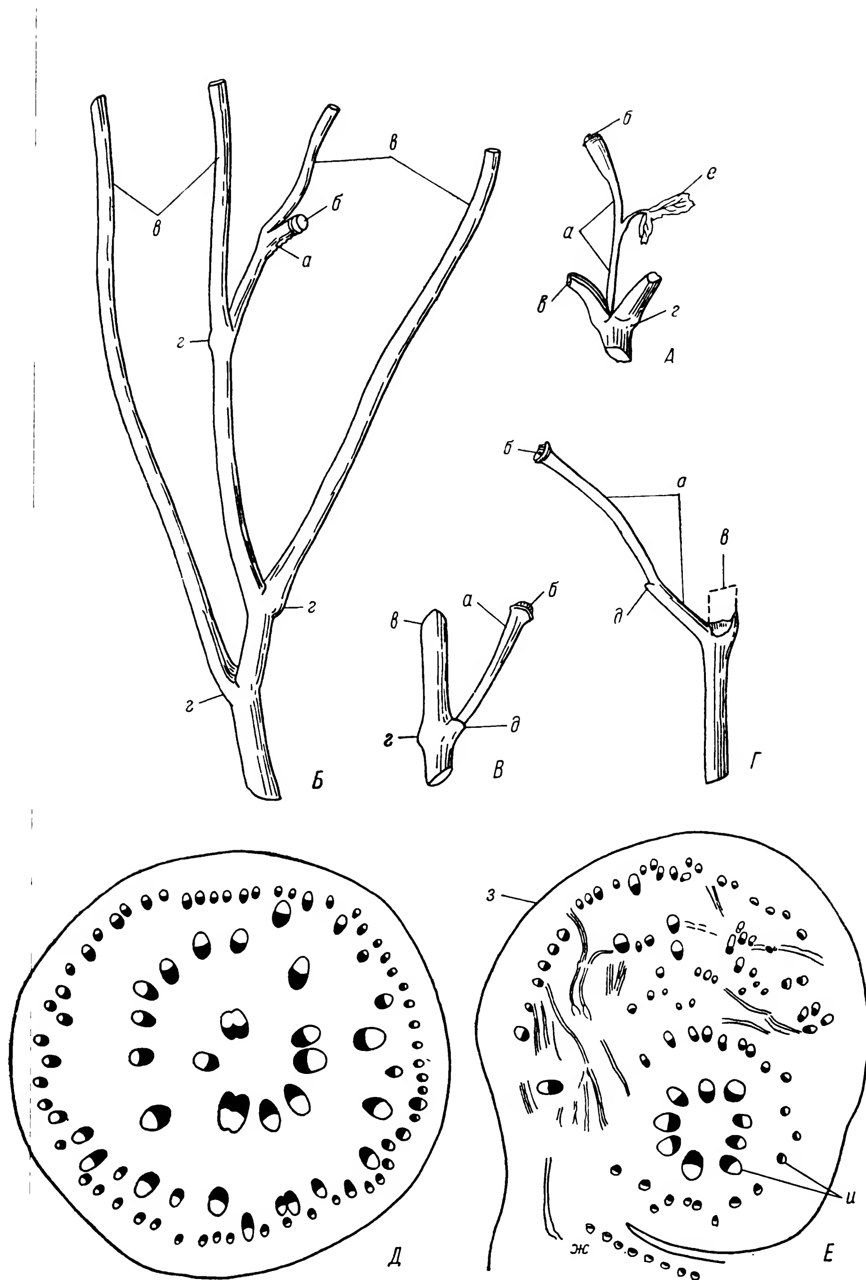


Рис. 1. Различный облик цветоноса *Podophyllum hexandrum* Royle s. l. (*А—Г*) и анатомическое строение стебля *Podophyllum hexandrum* var. *emodi* (Hook. f. et Thoms.) Selivan. в фенофазе бутона и активного роста побега еще до разрастания междоузлий (*Д—Е*).

А — редкий случай развития листа на цветоносе (на месте рудимента); два нормально развитых (но не изображенных) листа расположены почти супротивно на укороченной спирали, что обычно для *Podophyllum peltatum* L.; *Б* — редкий случай четырехлистного побега при коротком утолщенном цветоносе; *В* — цветонос нормального побега с рудиментом у основания; *Г* — то же с рудиментом почти на средине очень вытянутого цветоноса. *а* — цветонос; *б* — цветоложе; *в* — черешок листа; *г* — основание листа; *д* — рудимент листа; *е* — лист, развившийся на месте рудимента. (*А—Г* — рис. Н. К. Воронковой); *Д* — поперечный срез стебля в ранней фенофазе активного роста; *Е* — поперечный срез узла. *ж* — обособленный черешок нижнего листа; *з* — начало узла верхнего листа; *и* — кольца пучков, продолжающихся в обособившейся цветоножке. В проводящих пучках *черным* изображена ксилема, *светлая* — флоэма. *Д—Е* — рис. В. К. Василевской.

и др.). У подофилла нет и раннего слияния листа, и ткани оси соцветия, как например у видов *Tilia* (Stork, 1956, и др.), т. е. отсутствует эпифильный сдвиг.

Не используют ошибочного определения Ван Тигем (Van Tieghem, 1891 : 871), описывая анатомическое строение цветоножки подофилла, и Хатчинсон (Hutchinson, 1959 и 1969). Описывая терминальный цветок *P. hexandrum*, Тролль (Troll, 1964 : 458) также не упоминает о надпазушной цветоножке и надпазушном цветке.

При описании подофилла систематики использовали, очевидно, только гербарный материал, преимущественно с дефинитивными побегами, когда мощно развитые черешки листьев уже переросли верхушку побега с сегре-

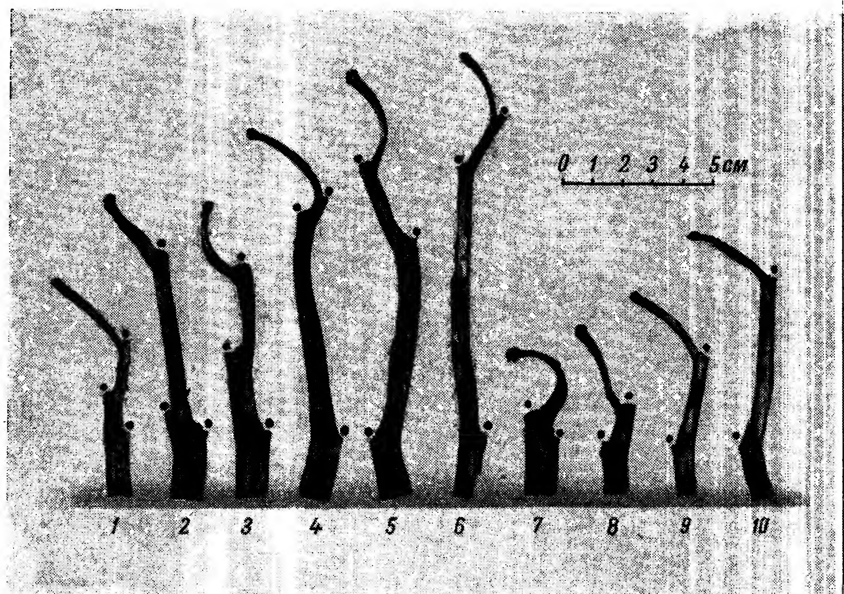


Рис. 2. Верхняя часть прошлогодних, перезимовавших в поле, уже безлистных побегов *Podophyllum hexandrum*, заканчивающихся никогда не опадающим цветоносом с цветоложем; после созревания и опадения плодов цветоносы более или менее выпрямляются (все побеги срезаны на 2 см ниже рубца нижнего листа).

1—6 — верхушки трехлистных побегов; *7—10* — верхушки двухлистных побегов. *Точки* поставлены против листовых рубцов.

гационными междоузлиями. Облик неветвящихся толстых стеблей подофилла с листьями, сосредоточенными на верхушке голых побегов, напоминает облик примитивных двудольных.

Однако на сделанных нами продольных разрезах побега подофилла в любую фенофазу было видно, что монокарпический побег отходит от корневища и ось его оканчивается утоньшенным цветоносом с цветком или плодом. Особенность побега в том, что поперечник его в верхней части значительно тоньше, чем в нижней. Цветонос, обычно 1.5—2.5 и очень редко до 4 мм диаметром близ узла верхнего листа, стебель у основания от 5 до 15 мм. Листовые пластинки на длинных черешках, поперечник последних у основания обычно несколько превышает поперечник цветоноса, они на 3—24 см перерастают цветонос. По мере отхождения черешков, изредка одного, обычно двух-трех и очень редко четырех-пяти листьев, стебель очень утончается. Основания черешков срединных листьев мощно развиты (рис. 1, *А*, *Б* и *Г*), последние нередко имеют зачатки влагалищ. К концу вегетации в основании черешков развивается отделительный слой. Осенью отмирающие листья у части побегов опадают. У перезимовавших побегов опадают почти все листья; на безлистных стеблях остаются только листовые рубцы, но стебель всегда оканчивается цветоносом (плодоножкой) с цветоложем

(рис. 2). Даже у побега с поврежденным цветком цветонос отсыхает, но никогда не опадает. Все этого говорит за то, что цветонос — прямое продолжение оси побега.

Цветонос (0.8) 2—4 (7.0) см длины (рис. 1, *а*), гибкий и прочный благодаря большому количеству механических элементов. В верхней части цветонос расширяется и переходит в цветоложе. У двулистных побегов в нижней части цветоноса, а иногда и в средине его часто имеется «бугорок» (рис. 1, *В*, *Г* и *д*). На цветоносе редко встречающихся однолистных побегов наблюдались два «бугорка». В уникальных случаях на нем наблюдается очень маленькая, но вполне развитая листовая пластинка, что позволяет считать «бугорок» рудиментом листа (рис. 1, *А*, *е*). Это служит дополнительным доказательством, что цветонос — утоньшенная верх-

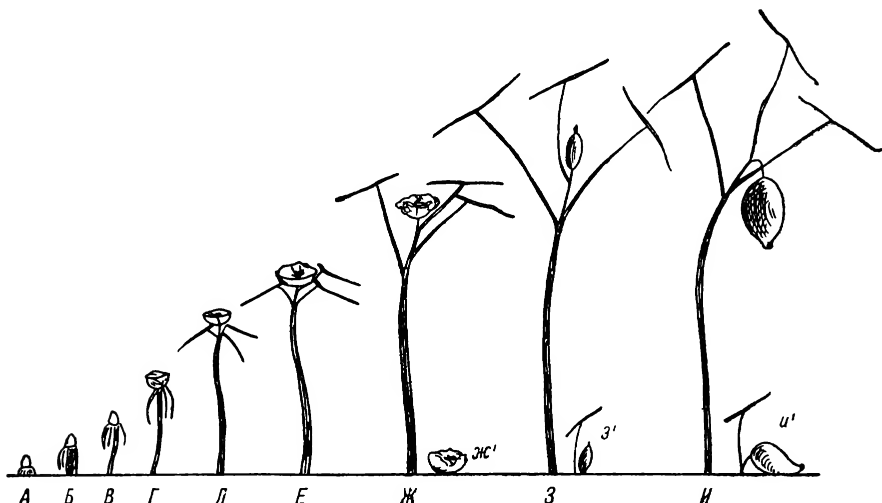


Рис. 3. Схема роста и развития нормального надземного (*А—И*) побега *Podophyllum hexandrum* и побега без надземного стебля ($ж^1$ — $и^1$).

Фенофазы: *А—В* — бутон; *Г* — начало цветения; *Д—Е* — разгар цветения; *Ж*—$ж^1$ — отцветание, *З*—$з^1$ — молодые плоды; *И*—$и^1$ — зрелые плоды.

няя часть стебля, на которой может развиться лист. На рис. 1, *Б* изображена часть побега с очень укороченным, но толстым цветоносом и нормально развитым 4-м листом. Вероятно, это случай более завершенного развития листа на цветоносе, по сравнению с предыдущим (рис. 1, *А*).

Цветонос *P. hexandrum* s. l. прямостоячий и короткий у бутона, он удлиняется, но остается прямым у цветка, так же и у незрелого и плохо развитого, бессемянного или малосемянного и поэтому легкого плода (рис. 3). Изгибание цветоноса при выходе побега на поверхность почвы наблюдается редко, преимущественно у ослабленных особей (например, после пересадки) или у побегов с недостаточной поддержкой бутона снизу, у однолистных, изредка у двулистных побегов. Как правило, цветонос таких побегов распрямляется ко времени распускания цветка. Цветение при изогнутом цветоносе (как у *P. peltatum*) бывает очень редко. Только под тяжестью созревающего хорошо развитого плода (средний вес которого 35 г, а в единичных случаях при наших опытах [1] достигал веса 96 г), цветонос (плодоножка) изгибается в сторону (рис. 3, *И*, $и^1$), иногда вместе с верхним междоузлием и верхним листом, создавая ошибочное впечатление о строении побега. Возможно, что именно поэтому и могло создаться

[1] Экспериментальная работа проводилась с осени 1954 г. в Ленинградской области в парке БИН АН СССР, на Научно-опытной станции БИНа в Отрадном (Карельский перешеек) и в 1960—1969 гг. — в бывшем совхозе, лекарственных растений «Ленинградский» в окрестности г. Гатчины. Культивировались *P. peltatum* L., *P. hexandrum* Royle var. *hexandrum* и *P. hexandrum* Royle var. *emodi* (Hook. f. et Thoms.) Selivan. Биологически обе разновидности близки, поэтому в этой статье мы называем разновидность только там, где это относится к одной из них.

неправильное представление о нахождении цветка подофилла на черешке листа. Ж. Декень (Decaisne, 1865—1867 : 95) сообщает о срастании цветоноса с черешком листа (до 1/3—2/3 от его основания). Ф. Ковентри (Coventry, 1923) пишет о нахождении цветка в начале вегетации на верхушке стебля, утверждая, что при окончании развития побега цветок будет находиться на цветоножке, растущей приблизительно в 2.5 см от основания черешка самого верхнего листа. Примерно то же отмечают Кришнамурти и др. (Krishnamurty, и др., 1965). Однако эпифильный сдвиг и срастание пазушного побега возможны только на ранней фазе онтогенеза.

На каком же основании Гукер и Томсон (1855) противопоставляют цветоносы *P. hexandrum* s. l., и *P. peltatum*? Цветонос *P. peltatum*, прямой в зимующей почке, остается прямым сразу же по выходе из почечных чешуй, но в фенофазе активного роста стебля и черешков листьев он о т г и б а е т с я почти под прямым углом к стеблю еще д о н а ч а л а ц в е т е н и я и остается таким в течение всего периода цветения и плодоношения. При развитии крупного плода (вес которого в единичных случаях при наших опытах достигал 113 г) верхушка побега — плодоножка, ранее уже изогнутая, отвисала (оттягивалась) вниз, в том же направлении. Более короткий и равномерно утолщенный стебель с почти супротивными листьями (Селиванова-Городкова, 1958 : 268), с узлами под самым цветоносом, слегка изгибался лишь в нижней его части. Только у очень редких трехлистных (с явно спиральным листорасположением) плодоносящих побегов *P. peltatum* наблюдался изгиб верхней части побега с третьим, обычно маленьким, двух-четырехлопастным листом.

Горизонтальный или отогнутый вниз цветонос подофилла щитовидного в фазе бутона, цветка и молодого (еще маленького) плода был правильно изображен не первом опубликованном рисунке подофилла еще в конце XVII в. Х. Ментцлем (Mentzel, 1682). Турнефор (Tournefort, 1700—1703) не дает общего рисунка подофилла, но отдельный цветок также изображен им на цветоносе, отогнутом вбок. Прямостоячий цветонос в фенофазе цветения у *P. peltatum* мы наблюдали еще реже, чем горизонтально отклоненный цветонос у *P. hexandrum*, преимущественно у ненормально развитых фертильных побегов, в следующих случаях: 1) у особо запоздавших фертильных побегов, выросших в конце июля, т. е. с опозданием более чем на месяц, очевидно, из ненормально развитой почки (рис. 4); 2) у корневищных черенков при изменении полярности фертильной почки примерно, на 100°; 3) при быстрой зимней выгонке, однако в этом последнем случае цветонос во время цветения принял более или менее горизонтальное положение (Селиванова-Городкова, 1958, см. рис. 8—9, также рис. 7). Перечисленные особи не плодоносили, но, в отличие от *P. hexandrum* s. l., всегда хорошо плодоносящего, *P. peltatum* плодоносит, как правило, плохо; недостаток семенного возобновления компенсируется у него вегетативным размножением (Селиванова-Городкова, 1967). Осенью можно видеть еще живые стебли *P. peltatum* с отмершими или совсем опавшими листьями, но с созревающим плодом. И здесь ось побега оканчивается неопадающим цветоносом, так же как и у *P. hexandrum* s. l.[1]

Итак, морфологическое строение фертильных побегов названных видов подофилла не представляет исключения из нормы: побеги со спиральным листорасположением оканчиваются одиночным цветком.[2] Это хорошо видно: 1) на позднеосенних безлистных побегах; 2) на фертильных почках, когда листья с недоразвитыми черешками расположены на сближенной спирали почти супротивно или мутовчато вокруг бутона (рис. 6) и не может

---

[1] К сожалению, *P. peltatum* у Хатчинсона (1969 : 461) изображен неудачно: очень длинный и слабо изогнутый цветонос отходит из средины строго супротивных листьев (без расширенных оснований); цветонос почти одинакового диаметра со стеблем, находящимся ниже узлов листьев. К счастью, другие авторы, как правило, дают более или менее правильное изображение упомянутых органов, можно сослаться хотя бы на Ю. А. Стирмарка (Steyermark, 1963 : 715).

[2] В пользу исходной формы одиночного цветка на побеге подофилла говорит цимозное соцветие у систематически близкого вида — *Diphylleia cymosa* (Troll, 1964, 1 : 458).

возникнуть никаких иллюзий о том, что цветок помещается на еще неразвитом черешке верхнего листа; 3) на надземном побеге в фенофазе выхода из почечных чешуй, а для *P. hexandrum* s. l. также в фенофазе цветения и

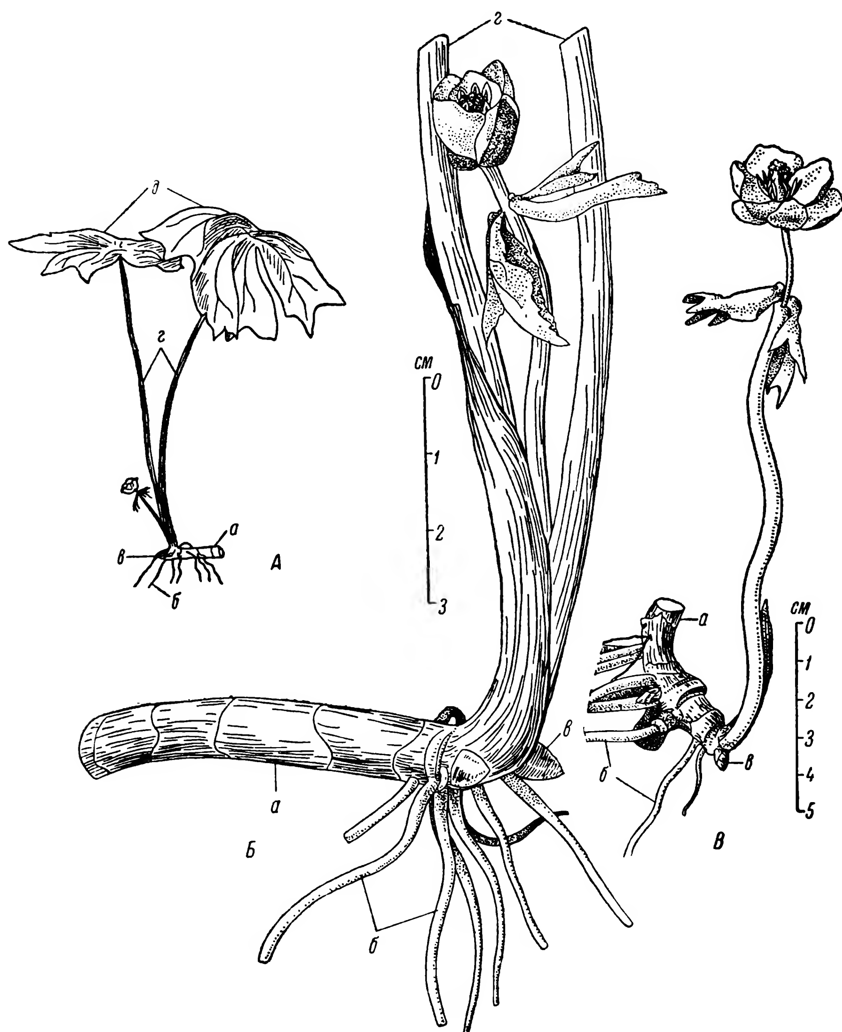


Рис. 4. Редкий случай цветения *Podophyllum peltatum* на прямом цветоносе.

А — общий вид побега, расцветшего на месяц позже массового цветения; мощное развитие прикорневых щитовидных листьев у основания фертильного побега не характерно для видов подофилла. Рост побега был заторможен и он начал цвести не вполне развитым, еще на прямом цветоносе; *Б* — деталь, увеличено; *В* — изменение полярности: корневищный черенок был посажен осенью почкой возобновления вниз. *а* — корневище; *б* — адвентивные корни; *в* — корневищные побеги, растущие из пазушных почек; *г* — черешки и *д* — пластинки прикорневых листьев. (*А* — рисунок автора, *Б* и *В* — рисунки Н. К. Воронковой).

молодых плодов и 4) на продольном разрезе фертильных побегов любой фенофазы, а также на анатомическом срезе.[1]

Несколько слов о проявлении неотении у *P. hexandrum* s. l. в смысле Корнера (Corner, 1958), т. е. как «преждевременной зрелости органа или всего организма, когда он функционирует при состоянии организма недоразвитом в других отношениях (иными словами, часть функционирует преждевременно, при недозрелом в других отношениях целом)». Так из-

[1] Приношу искреннюю признательность В. К. Василевской за анатомический анализ и рисунки.

редка, наблюдается, чаще у молодых семенных особей геофита *P. hexandrum* s. l., недавно вступивших в генеративный период, что бутон распускается едва появившись из почвы при неразвитой надземной части побега, когда стебель и листья или часть их, еще остаются в почве. Раннее цветение задерживает развитие вегетативных органов, а в отдельных случаях даже совершенно останавливает рост надземного побега. Цветок и плод таких «бесстебельных» побегов, находясь на уровне почвы, развиваются нормально, иногда без единого листа, или под легкой тенью пластинки верхнего листа на длинном черешке (см. рис. 5, *Б* и схему на рис. 3, *ж*[1]—*и*[1]). У половозрелых сильных особей, вступающих в генеративный период уже не первый год, цветение при отсутствии надземного стебля встречается редко, преимущественно у поврежденных (например, при обработке почвы) или поздних побегов. В последнем случае бутоны иногда зацветают, едва показавшись над землей (рис. 5, *А*), но стебель не прекращает роста и к периоду плодоношения высота его мало отличается от высоты ранних побегов.

Повторное цветение *P. hexandrum* var. *hexandrum* при отсутствии надземного стебля наблюдалось в конце августа на Карельском перешейке в нашем опыте при обработке гиббереллином «белого пятна» листа — группы бесхлорофилльных, набухающих тонкостенных клеток, места соединения щитовидной пластинки листа с черешком. От него же почти радиально или дланевидно отходят главные жилки листовой пластинки. Бутон раскрылся, когда еще он не вполне вышел из почвы, цветок был недоразвит и плод не завязался.



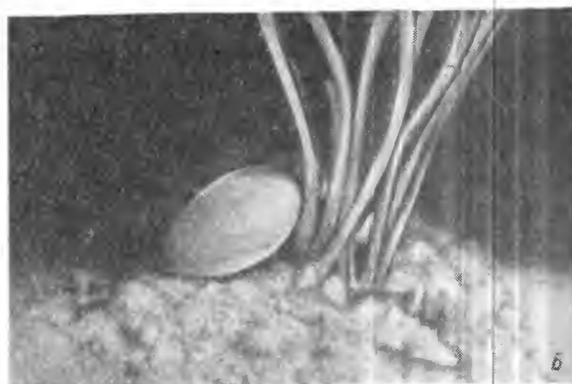


Рис. 5. Цветущая и плодоносящая особи *Podophyllum hexandrum* var. *emodi*.

А — 6 нормально развитых побегов, сближенные на верхушке междоузлия, листья и стебель, еще не вполне развиты; близ почвы расцвел 7-й побег почти без надземного стебля; *Б* — плодоношение побега без надземного стебля; нормально развитый плод лежит на земле.

При одновременной подобной же обработке гиббереллином листьев *P. peltatum* развития фертильных почек и вторичного цветения не наблюдалось, хотя известно, что гиббереллин стимулирует зацветание (Hang, 1957, — цит. по: Синнот, 1963).

Фертильные побеги без надземного стебля у *P. peltatum* в нашей культуре не выявлялись. В литературе (Plitt, 1931) отмечена безлистная форма:

P. peltatum f. *aphylla* Plitt. Подобный невысокий безлистный фертильный побег наблюдался нами только 1 раз, как терат, на одном корневище с нормальными побегами.

Заслуживает внимания весенний рост фертильных побегов подофилла. В Ленинградской области белые крупные почки *P. peltatum*, покрытые почечными чешуями, выходят на поверхность во второй половине или в конце апреля; побеги *P. hexandrum* — преимущественно в первой половине мая, но без почечных чешуй (рис. 6, *Б*). На родине в Гималаях подо-



Рис. 6. Весенние побеги подофилла, изогнуты в нутационном движении.

А — *Podophyllum peltatum* с белыми почечными чешуями у основания побегов или еще покрывающими весь побег; *Б* — *P. hexandrum* без почечных чешуй: последние остались в почве; *В* — осенняя подземная почка *P. hexandrum* var. *emodi*. Почечные чешуи удалены, высота почки 16 мм, бутон на очень коротком цветоносе расположен над листьями, подпирающими его. У основания побега в пазухе удаленных почечных чешуй видна маленькая почка в почечных чешуях, она разовьется на год позднее крупной, точнее через 20 месяцев.

филл считается одним из раннецветущих растений. Напомним, что почки с вполне сформированным побегом, увенчанным бутоном, покрытые 5—6 (8) хрящевидными белыми почечными чешуями, у этого геофита находятся на глубине (2) 3—6 (7—9) см.

Побег *P. hexandrum* выходит из почечных чешуй в почве на глубине (0.5) 1—4 (редко 5—7) см, лишь в единичных случаях — у поверхности почвы, и весь этот слой земли он прорастает верхушкой бутона, ничем не защищенной, а это — явление редчайшее. В. Г. Александров и А. В. Добротворская (Александров и Добротворская, 1964 : 227) рассматривают бутон как «влажную камеру» для развития спорогенных элементов цветка. Это определение вполне подходит для бутонов *P. peltatum*, у которого не только в почве, но даже по выходе на ее поверхность, разросшиеся почечные чешуи еще от 5 до 15 дней продолжают защищать побег.[1]

---

[1] При неблагоприятных условиях (тяжелая глинистая почва, слабая аэрация, сильное загущение и т. п.) корневище *P. peltatum* поднимается вверх и терминальная почка зимует на поверхности. Почки зимостойки, никаких признаков их вымерзания в этих случаях не обнаружено. Следовательно, здесь имеется как бы переход от жизненной формы геофита к гемикриптофиту. Почки *P. hexandrum* s. l. практически на дневную поверхность не выходят. У одной особи *P. hexandrum* var. *hexandrum*, растущей в неблагоприятных условиях (подвергавшейся систематическому смыву почвы и

Функция бутона *P. hexandrum* расширена. У бутона, вышедшего из почечных чешуй еще под землей, тычинки, пестик и недоразвитый венчик защищаются чашечкой не только от иссушения, но и от механических повреждений (трения, давления), повреждения землероями и т. п. Осмотическое давление в результате отрицательного геотропизма (=апогеотропизм Ч. Дарвина) с большой силой выталкивают растущий побег вверх, сквозь почву, уплотнившуюся в течение зимы (в засушливые весны к началу мая на поверхности почвы образуется твердая корка). При одновременном прорастании 3—6 и более побегов нередко отрываются и поднимаются верхушками бутонов большие комья подсохшей почвы.

Максимальное сопротивление приходится преодолевать внешнему покрову бутона — чашечке. Она опадающая, состоит из 2 кругов чашелистиков: 3+3. Важную роль играют чашелистики внутреннего круга. Они травянистые, с пленчатой окраиной, в разной степени опушенные (особенно по жилкам), обычно темноокрашенные антоцианом, вогнутые, не совсем правильной, непостоянной формы и размера, 12—18 мм дл., 10—12 мм шир. Они плотно соединены на верхушке и поэтому при распускании цветка, в теплые дни, отрываются от тора быстрорастущим венчиком и опадают в виде колпачка.

Чашелистики внешнего круга разобщенные, маленькие, непостоянные по величине и очертанию, чаще всего округлые, выпуклые, окрашенные антоцианом, 1—2 мм в диаметре. Систематики иногда указывают для цветка всего 3 чашелистика. Нами наблюдались цветки с 1 или 2 чашелистиками внешнего круга. Полная редукция чашелистиков внешнего круга нами ни разу не наблюдалась; возможно, что систематики пользовались только гербарным материалом с опавшими или частично опавшими чашелистиками наружного круга. Напомним, что Ф. Новак (Novàk, 1950) считал околоцветник *P. peltatum* простым, и приводит формулу цветка: P3+3, A3+3, G—1, что не соответствует действительности.

Функция чашелистиков внешнего круга не вполне ясна; они отчасти закрывают снизу зазоры от суженных к основанию чашелистиков внутреннего круга, через которые видны очень короткие ноготки лепестков актиноморфного цветка.[2]

Весенний рост побегов особи *P. hexandrum* растянут до 10—20 дней (фракционный). У первых побегов от преодолевания 2 взаимно противоположных сил бутон деформируется: он как бы сплющивается, — снизу бутон подпирают «белые пятна» листовых пластинок; в фенофазе наиболее активного подземного роста стебля междоузлия очень сближены и находятся у его вершины, сверху на пути бутона сопротивление оказывает слежавшаяся почва. В итоге в наиболее широкой части чашелистиков образуется пояс из поперечных или несколько косо идущих складок, иногда напоминающих киль.

У поздних побегов, отрастающих во второй половине мая, уже во взрыхленной ранними побегами почве, бутоны, не преодолевающие большого сопротивления сверху, имеют почти правильную яйцевидную форму, такую же, как и в хорошо развитой почке (рис. 6, *B*).

Длинночерешковые базальные и ювенильные листья так же прорастают прямостоячими, не защищенными низовыми листьями через слой почвы 1.5—7 см мощностью, при этом их щитовидные пластинки упруго опущены вниз, и в этой фенофазе они почти вплотную примыкают к сочному черешку. Кернер фон Марилаун (1903) считает, что почву прорывает «белое пятно» листа.

вытаптыванию), наблюдался интеркалярный рост основания стебля, места прикрепления почечных чешуй (гомолог донца луковицы), чешуи выходили на дневную поверхность, располагаясь спирально, с междоузлиями до 6 см.

[2] Отмечались тераты: 1) оба круга чашелистиков одинаково крупные; 2) 1, реже 2 чашелистика внешнего круга до 10 мм дл. и они отстоящие, «хвостатые», напоминающие чашелистики внешнего круга *P. peltatum*, которым приписывалась роль раздвигания почечных чешуй; 3) «махровый» цветок, где круги чашелистиков дважды и трижды чередовались с кругами лепестков.

Для сравнения проследим ход весеннего роста некоторых геофитов, преимущественно проантов (Алехин, 1925).

1. Ч. Дарвин ([1880] 1941 : 215) наблюдал, что фертильные побеги *Lathraea squamaria* L., *Hypopitys monotropa* Crantz и немногих других (указано 6 растений) пробиваются через почву, будучи согнуты в форме дуги «. . . верхняя часть дуги проталкивается через почву с силою в два раза большею, чем та, которую могли бы развить. . . органы, оставаясь прямыми . . . ибо оба колена дуги увеличиваются в длину». Кернер фон Марилаун отмечает, что так прорастают черешки прикорневых листьев с рассеченною или раздельною пластинкой при отсутствии низовых листьев. Дарвин отмечает также, что у *Ficaria calthifolia* Rchb. изогнуты черешки только тех листьев, которые сами пробивают себе путь через почву.

Дугообразное прорастание наблюдается также у ранневесенних геофитов: *Anemone nemorosa* L., *A. ranunculoides* L., *Eranthis hiemalis* (L.) Salisb. и др., побег которых оканчивается бутоном. До выхода на дневную поверхность их бутоны, покрытые листьями, находятся ниже участка изогнутого дугою стебля, пробивающего путь через почву. Побег выпрямляется и листья перестают прикрывать бутон, только выйдя из почвы.

Дугообразное искривление побега и черешков листьев у подофилла нами наблюдалось только у поврежденных особей, в порядке исключения.

2. Ч. Дарвин указывает, что «во всех обычных случаях луковиц, корневищ, корневых побегов и пр., которые находятся под землей, поверхность почвы пробивается конусом, состоящим из молодых, наложенных друг на друга листьев, объединенный рост которых сообщает им достаточную для этой цели силу». Кернер фон Марилаун указывает на важную роль группы тургоресцирующих клеток, находящихся на верхушках низовых листьев. К этой категории следует отнести отрастание ранневесенних геофитов, фертильный побег которых выходит защищенным верхушечными, срединными или низовыми листьями. Так отрастают виды *Galanthus*, *Leucojum*, *Gagea*, *Scilla*, *Crocus* и др. Сюда же относится и *P. peltatum*, побег которого из почечных чешуй выходит только тогда, когда оказывается уже на дневной поверхности,[1] а *P. hexandrum* может быть причислен сюда лишь отчасти, только в фенофазе подземного роста.

3. У видов *Colchicum*, геофитов, цветущих осенью, надземные побеги и листья которых отмерли весною или в начале лета, бутон выходит как бы не защищенным из земли, так же как и у *P. hexandrum* s. l. Цветение *Colchicum* особенно эффектно при массовом появлении цветков, например на субальпийских лугах Домбая (Сев. Кавказ) и в культуре. Однако, их луковица, глубоко погруженная в почву, покрыта кожистой плотной оболочкой, продолженной в длинную трубку, доходящую до поверхности почвы. Обычно выше трубки луковицы вырастают еще низовые листья. На укороченном подземном побеге *Colchicum* развивается 5—7 цветков, выходящих из одного узла (Артюшенко, 1970 : 14).

4. Прямостоящий, обращенный венчиком вверх, ничем не защищенный, не смыкающийся бутон поднимает над поверхностью почвы растущий побег *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill., вид, встречающийся на Карельском перешейке Ленинградской области, близ жел. дор. ст. Отрадное, но это гемикриптофит, т. е. растение другой жизненной формы, чем подофилл.

Итак, рассмотренные типы весеннего роста фертильных побегов геофитов существенно отличаются от отрастания *P. hexandrum*. Можно полагать, что согласно закону гомологических рядов (Вавилов, 1935), на родине подофиллов в Гималаях можно найти формы с весенним ростом, подобным отрастанию *P. peltatum*, т. е. с побегами, выходящими на дневную поверхность в почечных чешуях, что, по-видимому, дает растению определенные преимущества.

---

[1] У *P. peltatum* почечные чешуи могут вытянуться до 17 см в случае глубокого залегания фертильной почки (например, после перекопки). Только в культуре глубоко погруженные и ослабленные повторным выпахиванием побеги и базальные листья иногда выходят из почечных чешуй еще в почве.

Возможно, имеются и другие геофиты, у которых незащищенные бутоны, прорастая вертикально, выходят из почечных чешуй еще в почве, но пока соответствующих упоминаний в литературе мы не обнаружили.

Выводы

1. В литературе более 125 лет удерживается ошибочное представление, что у *P. hexandrum* Royle — надпазушные цветок и цветоножка «floribus, supra axillaribus» . . . «pedunculus supra axillaris». Его побег необоснованно противопоставляли побегу *Podophyllum peltatum* L. Однако разрезы фертильного побега в любую фенофазу, строение перезимовавшего безлистного побега, оканчивающегося цветоносом, анатомическое строение и онтогенетическое развитие растения показывают, что морфологическое строение фертильных побегов подофилла не представляет исключения из нормы и что одиночный цветок у названных видов подофилла расположен на верхушке осевого побега. Побеги изучавшихся нами видов подофилла отличаются только по облику.

2. У *P. peltatum* побег имеет 2 листа на укороченной спирали. Первоначально прямой цветонос изгибается почти под прямым углом еще в фенофазе бутона и активного роста черешков. Цветение при прямостоячем цветоносе наблюдается редко. Под тяжестью плода плодоножка отвисает иногда почти вертикально. Стебель, равномерно утолщенный до высоты сближенных междоузлий и основания цветоноса, при крупном плоде изгибается весь, преимущественно у поверхности почвы.

3. У *P. hexandrum* s. l., как правило, побег имеет 2 или 3 явно очередные листа, так же расположенные в верхней части стебля. Длина черешков листьев всегда превышает длину цветоноса. Цветонос остается прямым в фенофазах цветения и начала плодоношения. Цветение при изогнутом цветоносе наблюдается редко, преимущественно у поврежденных побегов; плодоножка позднее оттягивается тяжелым созревающим плодом. Стебель заметно утончается кверху после каждого узла и нередко пригибается под тяжестью плода вместе с междоузлием верхнего листа, создавая ошибочное впечатление надпазушного цветка и цветоноса.

4. У особей *P. hexandrum* s. l., недавно вступивших в генеративный период, отмечалось цветение при отсутствии надземного стебля. Нормально развитые цветки, позднее плоды, почти не поднимаются над поверхностью почвы, а лежат на ней.

5. Своеобразен весенний рост побегов *P. hexandrum*, наблюдавшийся нами при многолетней культуре этого растения в Ленинградской области. Побег выходит из почечных чешуй еще в почве, и слой земли в 0.5—7 см пробивается верхушкой ничем, кроме чашелистиков, не защищенного прямостоячего бутона. 3 чашелистика внутреннего круга защищают спорогенные элементы цветка не только от высыхания, но и от механических повреждений (трения и давления), а также от вредителей. Осмотическое давление в результате отрицательного геотропизма с большой силой проталкивает побег вверх. Снизу бутон подпирают «белые пятна» — место соединения щитовидных листовых пластинок и черешка, в фазе активного роста сегрегационного стебля находящихся у его вершины. Сверху росту побега препятствует слой много лет не перепахиваемой и уплотненной за зиму почвы. От преодолевания взаимно противоположных сил бутон деформируется, сплющивается. Последнее подтверждается образованием у первых побегов в наиболее широкой части бутона поперечной или косо идущей складки на чашелистиках. Указаний на весенний рост побега, подобный описанному для *P. hexandrum* s. l., в литературе нам не встречалось. Для сопоставления приведены типы весеннего отрастания других геофитов, преимущественно проантов.

———

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1964). Об особенностях организации бутонов цветковых растений. ДАН СССР, 154, 1. — Алехин В. В. (1925). Фитосоциология (учение о растительных сообществах) и ее последние успехи у нас и на Западе. В сб.: Методика геоботанических исследований. — Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume St. Hilaire) СССР. — Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Дарвин Ч. ([1880] 1941). Способность к движению у растений. Соч., 8. — Кернер фон Марилаун А. (1903). Жизнь растений, 1. — Кузнецова Г. А., Е. А. Селиванова-Городкова, А. С. Самохвалова и П. А. Якимов. (1959). Исследование *Podophyllum peltatum* L., произрастающего в Ленинградской обл., Бот. ж., 44, 9. — Селиванова-Городкова Е. А. (1958). К познанию *Podophyllum peltatum* L. Тр. БИН АН СССР, сер. 6, 6. — Селиванова-Городкова Е. А. (1959). К введению в культуру подофиллов: *Podophyllum peltatum* L. и *Podophyllum emodi* Wall. Тр. БИН АН СССР, сер. 6, 7. — Селиванова-Городкова Е. А. (1966). Продление срока использования плантаций подофилла щитовидного. Растительные ресурсы, II, 2. — Селиванова-Городкова Е. А. (1967). Образование побегов на изолированных корнях *Podophyllum peltatum* L. ДАН СССР, 172, 6. — Селиванова-Городкова Е. А. (1969). О двух гималайских подофиллах (*Podophyllum* L.). Бот. ж., 54, 10. — Селиванова-Городкова Е. А. (1971). Подофилл шеститычиночный. Цветоводство, 2. — Селиванова-Городкова Е. А., Г. А. Кузнецова. (1966). Подофилл щитовидный. Выставка достижений народного хозяйства СССР. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Cambessedes J. (1844). Plantae rariores, quas in India orientali collegit V. Jacquemont. В кн.: Jacquemont V. «Voyage dans l'Inde» 1828—1832, 9 : 10. — Chatterjee R. (1952). Indian *Podophyllum*. Economic botany, 6, 4. — Chatterjee R. (1953). Studies in Indian *Berberidaceae* from botanical, chemical and pharmaceutical aspects. Records of the Botanical Survey of India, XVI, 2. — Chittenden F. J. (1951). Dictionary of Gardening. III. — Corner E. J. H. (1958). Transference of function. J. Linnean Soci. London. Bot., 56, 365. — Coventry B. O. (1923). Wild flowers of Kashmir, ser. I.—De Candolle A. P. (1824). Prodromus systematis Naturalle regni vegetabillis, I. — Decaisne J. (1865—1867). *Podophyllum emodi* Wall. Fl. des serres et de jardin de l'Europe. Années générales d'horticulture, 2 sér., XVI, 1659—1660. — Dietrich D. (1841—1843). Repertorium botanical exotical systematicae sistens diagnoses generum et specierum novarum, II. — Goebel K. (1932). Organographie der Pflanzen, III. — Hooker J. f. a. Th. Thomson. (1855). Flora Indica, I. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. I. — Hutchinson J. (1969). Evolution and phylogeny of flowering plants. Dicotyledons: facts and theory. — Krishnamurthy T., G. V. Karira, B. K. Sharma, Kuldip Bhatia. (1965). Cultivation and exploitation of *Podophyllum hexandrum* Royle (syn. *P. emodi* Wall. ex Hook. f. a. Thoms.). Indian Forester, 91, 7. — Mentzel Ch. (1682). Index nominum plantarum multi linguis. . . Berolini ex officina Rungiana. — Novàk F. A. (1950). Farmaceuticka Botanika. — Plitt C. C. (1931). Two abnormalities of *Podophyllum peltatum*. Rhodora, 33, 395. — Senior R. (1965). Plant portraits (3) *Podophyllum emodi* Wall. Quartery Bull. Alpine Garten Soci., *33*, 3, 141. — Steyermark J. A. (1963). Flora of Missouri. — Stork H. E. (1956). Epiphyllous flowers. Bull. Torrey Bot. Cl., 83, 5. — Tournefort J. P. (1700—1703). Institutiones rei Herbariae. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen, I. — Van Tieghem Ph. (1891). Traité de botanique. — Velénovsky J. (1907). Vergleichende morphologie der Pflanzen. II.

Ленинград. (Получено 21 XII 1971).

УДК 582.001.4 : 582.683.2

Э. М. Величкин

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ РОДОВ *SMELOWSKIA* C. A. MEY. И *HEDINIA* OSTENF.

С 4 рисунками

E. M. VELICHKIN. ON INTERRELATIONS BETWEEN THE GENERA *SMELOWSKIA* C. A. MEY. AND *HEDINIA* OSTENF.

Изучались анатомические признаки плода, семени и черешка нижних стеблевых листьев, а также морфологические признаки, широко применяемые в систематике крестоцветных. Наиболее детально исследованы трихомы, строение нектарников и плодов. Установлено большее сходство *Smelowskia altaica* (Pobed.) Botsch. с родом *Hedinia* Ostenf., нежели с родом *Smelowskia*.

В 1852 г. Томсоном (Thomson) был описан новый вид рода *Hutchinsia* R. Br. — *H. tibetica* Thoms. Впоследствии Гукером (Hooker, 1861) этот вид был отнесен к роду *Capsella* Medic. под именем *C. thomsoni* Hook. f., а В. И. Липский (1904) включил его в род *Smelowskia* C. A. Mey., как *S. tibetica* (Thoms.) Lipsky. Остенфельд (Ostenfeld, 1922) не считал возможным отнести это растение ни к одному из вышеназванных родов и выделил его в особый род *Hedinia* Ostenf. с одним видом *H. tibetica* (Thoms.) Ostenf., отличающимся от *Hutchinsia* R. Br. многосемянными плодами и спиннокорешковым зародышем. Следует заметить, что у *Hutchinsia* зародыш не спиннокорешковый, на это указал уже Гукер (1833), помещая род *Hutchinsia* в трибе *Thlaspideae*, включающей роды с краекорешковым зародышем. Н. А. Буш (1939) также считал, что в роде *Hutchinsia* зародыш краекорешковый, а Воон и Уайтхаус (Vaughan a. Whitehouse, 1971) отмечают у *Hutchinsia alpina* (L.) R. Br. и косокорешковый зародыш. Нам удалось тщательно рассмотреть большое число зародышей у *Hutchinsia alpina* и *H. petraea*, при этом выяснилось, что он чаще действительно косокраекорешковый. Остенфельд также сразу отклонил возможность сближения своего рода *Hedinia* с родом *Capsella*. Он указал, что от последнего хединия отличается формой медовых железок, килеватыми эллиптическими плодами, а от обоих родов (*Hutchinsia* и *Capsella*) еще и густотой опушения, а также наличием листовых оберток в соцветии (Ostenfeld, 1922 : 77). С родом же смеловския автор свой род хединия и не сравнивает.

Род *Hedinia* вошел и во «Флору СССР» в понимании Остенфельда (Буш, 1939 : 547—548) и считался монотипным до 1966 г. Что касается невозможности сближения этого рода с родом *Capsella*, то и по нашим исследованиям *Hedinia* не только не может быть отнесена к нему, но даже не может трактоваться сколько-нибудь близким родом (рис. 1, *А*, *Б*, *Г*, особенно *г* — тип нектарника, а также рис. 2). Остенфельд также был прав, считая невозможным относить *Hedinia tibetica* к роду *Hutchinsia*. Помимо указанных им отличий, наши исследования анатомии черешков, спермодермы, морфологии цветка и особенно нектарников подтверждают мнение Остенфельда. Особенно резкие отличия обнаруживаются в строении нектарников, анатомическом строении спермодермы и черешков.

Остается выяснить отношение родов *Hedinia* и *Smelowskia*, что и является главной нашей задачей. Но необходимо прежде всего сказать, что род *Hedinia* пополнился еще одним видом. В 1966 г. Е. Г. Победимова описала с Алтая *H. altaica* Pobed. В своей работе она сравнивает также роды *Smelowskia* и *Hedinia* и приводит их отличия, заключающиеся в форме стручков, числе семяпочек в гнездах завязи и в несомкнутых (некольцевидных) железках нектарника (1966 : 113). Хорошо отличается, по мнению Победимовой, *H. altaica* и от *H. tibetica* тем, что новый вид обладает «. . . более широкими, слегка вздутыми, на верхушке немного расширенными (а не эллиптическими) стручочками, почти округлыми (а не обратнояйцевидными) лепестками, внезапно (а не постепенно) оттянутыми в ноготки, безлистными кистями и менее рассеченными и менее опушенными (а не глубоко рассеченными и белоопушенными) сегментами листьев» (1966 : 118).

В. П. Бочанцев (1968), критически пересматривая некоторые роды крестоцветных, полагает, что у *Hedinia altaica* Pobed. нектарник кольцевидный, «. . участки которого, окружающие короткие тычинки, открыты внутрь; стручочки широкие, плоские, сжатые со стороны перегородки, семяпочки в числе 20—22; семена мелкие (1—1.5 мм дл. и 0.5—0.7 мм шир.), однорядные, не ослизняющиеся, со спиннокорешковым зародышем; соцветия кистевидные, без прицветников; многолетние многостебельные растения с перисторассеченными листьями, опушенные мягкими, короткими и длинными, преимущественно ветвистыми волосками» (стр. 141). Автор делает вывод, что *Hedinia altaica* не может относится «. . . к роду *Hedinia* Ostenf., имеющему прицветники и по две боковых медовых железки у каждой короткой тычинки» (стр. 141). Следует отметить, что такую характеристику нектарника *Hedinia* дал еще Остенфельд (1922 : 76—77) в перво-

описании рода. Ее принимают Шульц (Schulz, 1936 : 455) и Буш (1939 : 457). К ним присоединяется и Бочанцев, полагая, что кольцевидные нектарники, свойственные *Hedinia altaica* Pobed., и большинство из вышеперечисленных признаков (кроме строения плода) присущи роду смеловския, и переносит *H. altaica* в род *Smelowskia* под именем *S. altaica*

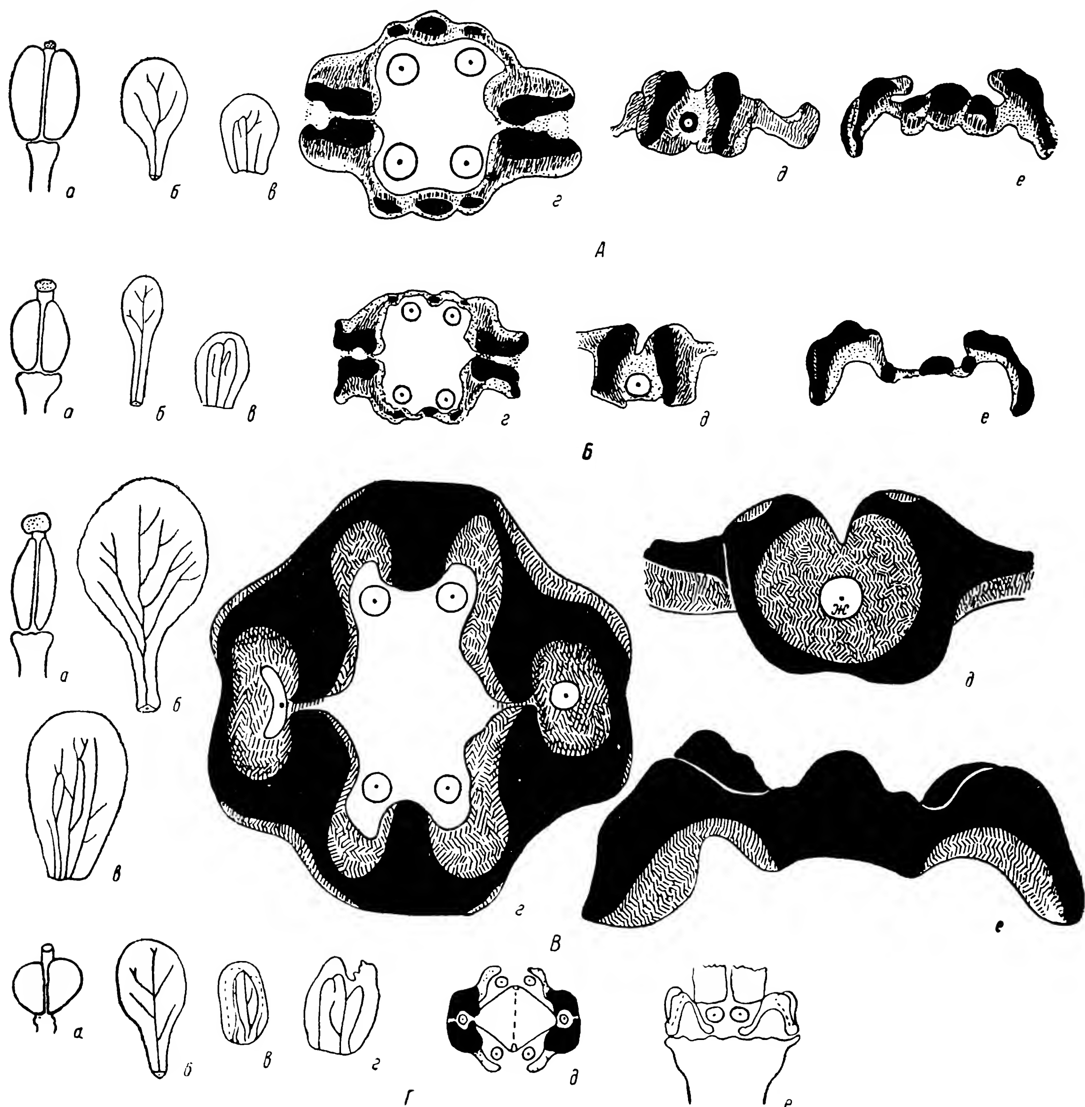


Рис. 1. Строение цветков *Hedinia altaica* (*А*), *H. tibetica* (*Б*), *Smelowskia alba* (*В*) и *Capsella bursa-pastoris* (*Г*).

а — форма завязи (увел. 10); *б* — форма лепестка (увел. 10); *в* — форма чашелистика (увел. 10); *г* — вид нектарника сверху. *Затемненное* — вздутия железистой ткани нектарника; *штриховка* — более тонкий слой ткани; *точечный пунктир* — наиболее тонкие места железистой ткани нектарника (увел. 80, для *Capsella* увел. 40); *д* — одна из боковых железок, вид сбоку; *е* — расположение нектарника на цветоложе, вид со стороны длинных тычинок; *ж* — места расположения тычинок.

(Pobed.) Botsch. Итак, это уже второй случай отнесения видов *Hedinia* к *Smelowskia* (первым, как мы видели, это сделал В. И. Липский по отношению к *H. tibetica*).

Занимаясь изучением рода *Smelowskia* C. A. Mey., мы вынуждены были исследовать и род *Hedinia* Ostenf., чтобы попытаться решить вопрос об отношении его видов к изучаемому нами роду.

Для исследования и сравнения были взяты: *Smelowskia alba* (Pall.) Regel — тип рода и все относящиеся к нему материалы, *Hedinia tibetica* (Thoms.) Ostenf. — экземпляры с Тибета и Памира, *H. altaica* Pobed. —

тип вида и все материалы. Исследованы еще раз все морфологические особенности их в сравнительном аспекте. Кроме того, изучены строение эпидермиса листа, анатомия черешка и плода. Морфологические черты строения вегетативных органов сравниваемых родов, не вызывающие сомнений, здесь не рассматриваются так как они достаточно полно охарактеризованы как в первоописаниях (Meyer, 1830, 1831; Ostenfeld, 1922), так и в работах других авторов (Hooker, 1833; Ledebour, 1842 (1841); Турчанинов, 1842; Regel, 1861 г.; Regel et Herder, 1866; Rydberg, 1902; Schulz, 1924, 1936;



Рис. 2. Строение эпидермиса листа *Hedinia altaica* (*А*), *H. tibetica* (*Б*), *Smelowskia alba* (*В*) и *Capsella bursa-pastoris* (*Г*).

вэ — верхний эпидермис; *нэ* — нижний эпидермис; *в* — волоски.

Буш, 1926, 1939; Rollins, 1938; Drury a. Rollins, 1952; Победимова, 1966; Бочанцев, 1968).

Особенно больше значение для разграничения этих родов имеют такие признаки, как тип волосков, нектарники, морфология пестиков, форма и анатомия плода, анатомия черешков.

Как известно, строению волосков в систематике крестоцветных уделялось большое внимание многими авторами (Prantl, 1891; Schulz, 1924; 1936; Treitel, 1938; Metcalfe a. Chalk, 1950). Рассматривая строение волосков *Smelowskia* и *Hedinia*, мы установили, что простые их формы свойственны обоим родам, отличия замечены только в размерах: у смеловскии (для верхней стороны листа) волоски до 1291 мк длины, у хединии 645 мк (средние данные из 10 измерений). Кроме простых волосков, каждый из этих родов характеризуется присутствием и типично разветвленных волосков. У видов рода *Smelowskia* в опушении преобладают многоветвистые волоски длиной 265 мк и в меньшем количестве (рассеянно) двулучевые, равные 612 мк (рис. 2, *В*, *в*). У хединии из группы разветвленных волосков в опушении резко преобладают двулучевые длиной 245 мк

(вильчатые, по Меткафу и Чоку) и очень редко встречаются четырехлучевые (но не больше) волоски 239 мк, но никогда не встречаются многоветвистые (рис. 2, *А*, *Б*, *в*). Таким образом, особенности опушения хорошо отличают роды *Smelowskia* и *Hedinia*.

Следующий признак — форма нектарника, используемый и в первоописаниях, и в работах последующих авторов (см. выше). Как признак морфология нектарников является очень важной для систематики крестоцветных (Crantz, 1769; De Candolle, 1821; Boissier, 1867; Velenovsky, 1883; Prantl, 1891; Bayer, 1905; Hayek, 1911; Schulz, 1924, 1936). Буш (1927, 1939) придавал этому признаку очень большое значение, изучая не только общую конфигурацию желез, но и детали их строения, так как считал, что нектарник — наиболее постоянный, важный признак, к тому же характеризующий не только роды, но и виды.

Прежде чем привести описание нектарников *Smelowskia* и *Hedinia* надо заметить, что характеристика нектарника *Hedinia*, приведенная Остенфельдом в первоописании рода и принятая многими авторами, не совпадает с нашими данными. Оказалось, что нектарник *H. tibetica* (Thoms.) Ostenf., так же как и у видов рода *Smelowskia* С. А. Mey., — кольцевидный (рис. 1, *Б*, *В*).

Кольцевидный нектарник у *Smelowskia alba* — типа рода (*В*, *г*) — мощный, с толстыми и широкими железками. Участки железок, окружающие короткие тычинки (*В*, *д*), совнутри смыкаются, но не до конца, оставляя здесь края, свободные, гладкие, без каких бы то ни было дополнительных образований. Медианные железки также хорошо выражены, с округлоконическим утолщением поверхности в месте их срастания со спинной стороны длинных тычинок (*В*, *е*). Они имеют вид поперечно лежащих рубцов—валиков. Медианные железки соединены с боковыми железками хорошо развитыми отростками, образующими в цветке единый цельный общекольцевой нектарник (рис. 1, *В*, *г*).

Нектарник *Hedinia tibetica* тоже кольцевидный (рис. 1, *Б*, *г*), но тонкий, прозрачный (хорошо виден только при окрашивании). Кольца боковых железок с внутренней стороны также срастаются лишь в основании, у самого цветоложа, оставляя свободные утолщенные концы. По строению поверхности они существенно отличаются от таковых же у смеловскии. У хединии поверхность боковых желез неравномерно утолщена, особенно с внутренней стороны, где на свободных концах имеются округло-конические выросты-бугорки, придающие им вид краевых валиков. Медианные железки также тонкие и с такими же поперечными полого-коническими валиками, но не только с наружной стороны длинных тычинок (на месте срастания нектароносной ткани), как у смеловскии, но и симметрично по бокам их (рис. 1, *Б*, *е*).

Вышеизложенное строение нектарников показывает, что они у сравниваемых родов смеловскии и хединии относятся к одному типу — нектарники замкнутые, общекольцевые. Однако морфологические подробности их строения хорошо отличают роды. Наиболее важное значение имеет строение желез вокруг коротких тычинок. Особенностью рода хединия являются своеобразные утолщения-выросты или валики на внутренних свободных концах боковых железок, в то время как у видов рода смеловския (не только у *S. alba*, но и у *S. bifurcata* и *S. calycina*) они отсутствуют.

Во всех имеющихся в настоящее время системах крестоцветных немалое значение придается морфологии плода как важному систематическому признаку. И совсем мало работ (Буш, 1926, 1927; Алявдина, 1931; Голубкова, 1950) где анатомические признаки плода крестоцветных использовались бы для систематики. У сравниваемых родов, у хединии и смеловскии морфологическое строение плода, а также и завязи резко отличается (рис. 1, *Б*, *В*, *а*, см. таблицу). У первого и завязь, и плод широкие, сжатые со стороны перегородки, что очень хорошо видно и на поперечных срезах створок плода (рис. 4, *Б*, *1*, *В*, *1*). Кроме этих чисто морфологических признаков, в анатомии створок надо особенно отметить строение клеток механической ткани, располагающейся под внутренним эпидермисом

створок (рис. 4, *1*, *мт*). Механическая ткань у смеловскии и хединии состоит из однорядных, прозенхимных клеток, расположенных вдоль длинной оси створки. На поперечных срезах (рис. 4, *Б*, *3*, *В*, *3*) они существенно отличаются по своему строению. Так, у хединии клетки по форме почти изодиаметричны, с полностью одревесневшими внутренними оболочками, боковые оболочки одревесневают только наполовину своей высоты (полость клетки сохраняется), а верхние оболочки остаются неодревесневшими. У смеловскии же клетки механической ткани вытянуты в поперечном направлении створки (ширина меньше высоты). Одревеснение оболочек полное, но не равномерное; нижние (внутренние) оболочки утолщены равномерно, тогда как боковые — неравномерно и утолщения заполняют почти всю полость клетки, вследствие чего полость имеет S-образную форму. Верхние оболочки сохраняются неизменными только над полостью клетки.

Размеры завязи и плода *Smelowskia* и *Hedinia* (в мм)

Вид	Завязь		Плод	
	длина	ширина	длина	ширина
Smelowskia alba	2.0	0.6	7.4	1.1
Hedinia tibetica	1.6	0.9	5.2	2.7
H. altaica	1.8	1.3	4.5	2.4

Кроме этих отличий плодов, следует остановиться и на строении эпидермиса их перегородки. Этот признак уже использовался в диагнозах Прантлем (Prantl, 1891), Гайеком (Hayek, 1911), в меньшей степени Шульцем (1924, 1936) и «пропагандировался» Бушем (1927 : 121), который рассматривал его как важный признак в филогенетической систематике семейства (1927 : 115). У наших родов строение эпидермиса перегородок плода очень хорошо подчеркивает их отличие. У хединии клетки сильно извилистые, без определенной ориентации (рис. 4, *Б*, *2*). У смеловскии они бóльших размеров, стенки клеток не извилисты, сами клетки менее изогнуты и можно отметить целые группы клеток, ориентированных в одном направлении (рис. 4, *В*, *2*). Таким образом, не только морфология плодов, но и анатомия их хорошо подчеркивает различие родов хединия и смеловския.

Здесь уместно добавить, что при рассмотрении семян в проходящем свете в лупу МБС-2 морфология их спермодермы показывает также хорошие отличия. У смеловскии она имеет ярко выраженную лестничную (или только у верхушки — лестнично-сетчатую) структуру (с хорошо видными глубокими ячеями). У хединии ячеи мелкие, неглубокие, расположенные в виде сот, лестничная структура встречается иногда лишь в области корешка зародыша.

И последний из морфологических родовых признаков, на который обращали внимание Остенфельд, Бочанцев и другие (см. выше), это олиственность цветочной кисти. Мейер (Meyer, 1831) в описании рода смеловския сообщает, что у него «кисть безлистная» (стр. 167), а Остенфельд (1922) при описании хединии отмечал присутствие листовых оберток у основания соцветий как довольно редкую черту в семействе крестоцветных (стр. 77). Но уже Шульц (1924 : 352) исправляет Мейера в диагнозе рода смеловския, отмечая у него олиственное соцветие. Изучение коллекций в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Томского государственного университета, растений из сборов А. Г. Деревщикова (Ташантинская противочумная станция, Алтай), а также и наших личных сборов, показало, что у экземпляров из этих коллекций — как у смеловскии, так и у хединии — часто можно встретить как олиственную (только в основании), так и безлистную кисти.

Кроме перечисленных выше признаков, исследовались строение эпидермиса листа и анатомия черешка у обоих родов. Устьица у них обычно ярко выраженного круцифероидного типа, иногда же встречаются отклонения: у хединии бывают устьица, близкие к кариофиллоидному, и реже, к ранункулоидному (4—5 клеток) типу, а у смеловскии, наоборот, чаще встречаются устьица типа ранункулоидного и, реже, кариофиллоидного. При визуальном сравнении эпидермиса у этих родов (рис. 2, *Б*, *В*) видна разница в площади, занимаемой сопровождающими околоустьичными клетками. У смеловскии она значительно больше, чем у хединии; степень из-

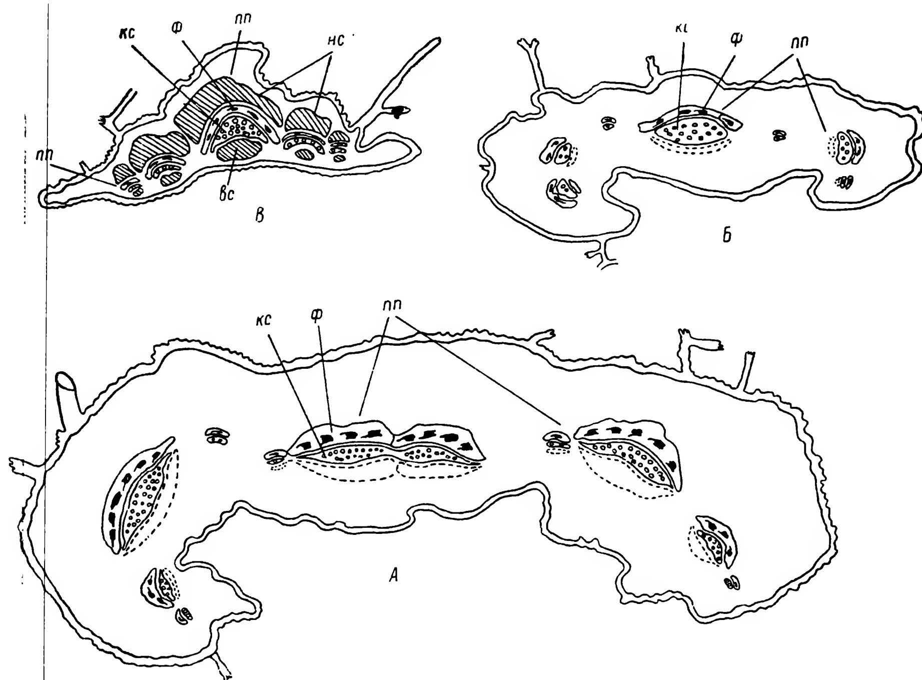


Рис. 3. Строение листового черешка *Hedinia altaica* (*А*), *H. tibetica* (*Б*) и *Smelowskia alba* (*В*).

пп — проводящий пучок; *нс* — нижний слой механической ткани; *вс* — верхний слой механической ткани; *ф* — флоэма; *кс* — ксилема.

вилистости клеточных стенок и стенок собственно-эпидермиальных клеток у смеловскии несколько меньшая, чем у хединии.

Сравнение строения черешков ведется по срезам, сделанным на нижних стеблевых листьях в их средней части. На поперечном разрезе черешки хединии и смеловскии очень хорошо отличаются (рис. 3, *Б*, *В*). У смеловскии (рис. 3, *В*) форма и размер черешка меняются сверху вниз. В верхней части черешка крылья почти соединены с его внутренней поверхностью, от чего черешок почти цилиндрический в поперечном сечении, а от середины вниз крылья расходятся и черешок принимает нормальную форму (рис. 3, *В*). У хединии форма черешка в верхней части также с прижатыми к внутренней поверхности крыльями, но в поперечном сечении не цилиндрической, а скорее эллипсоидальной или (в случае асимметричности черешка, что очень характерно для черешка у самой листовой пластинки) треугольно-клиновидной формы. К середине черешка крылья отходят от внутренней его поверхности (рис. 3, *Б*) и принимают иную форму, нежели у смеловскии.

Число проводящих пучков в средней части черешка (если не учитывать у хединии промежуточных и краевых пучков) у обоих родов одинаковое: кроме центрального, имеется еще по два боковых в каждом крыле (сближенные у смеловскии и более свободно расположенные у хединии). Од-

нако у смеловскии на всем протяжении черешка число пучков (5) остается постоянным, у хединии же на разных уровнях черешка число их меняется; кроме центрального и двух боковых (в каждом крыле), есть еще промежуточные и краевые проводящие пучки, которые книзу черешка объединяются с центральным и боковыми, образуя сложные пучки. В результате этих слияний, ближе к основанию черешка образуется один мощный, центральный, синтетический пучок и по два или по одному боковому проводящему пучку (может быть один боковой в одном крыле и два в другом). Таким образом, если у *Smelowskia alba* на всем протяжении черешка идут пять больших независимых проводящих пучков, то у *Hedinia tibetica* количество их меняется от 9 до 5—3 в результате слияния промежуточных пучков с центральным и боковыми и боковых между собой. Такое «поведение» проводящих пучков оказывает влияние и на их форму. Независимое прохождение проводящих пучков у *Smelowskia alba* способствует постоянству формы центрального и боковых пучков; центральный проводящий пучок дуговидный (или подковообразный) с вершиной, ориентированной кнаружи (рис. 3, *В*). Очень интересна у смеловскии конфигурация механической ткани, состоящей из очень толстостенных клеток, она особенно сильно развита на наружной (нижней) стороне черешка, где образует мощный массив, доходящий почти до нижнего эпидермиса (рис. 3, *В*, *нс*). У хединии форма проводящих пучков меняется сверху вниз. В верхней части черешка в центре имеются еще отдельные сближенные между собой пучки треугольно-усеченной формы (усеченные вершины ориентированы кнаружи). По мере слияния проводящих пучков они принимают продолговато-эллипсоидальную форму и располагаются в продольном направлении (краями проводящего пучка к крыльям). Механическая ткань в проводящем пучке отсутствует, лишь иногда в основании черешка (у тибетских экземпляров) можно заметить слабо одревесневшие одну-две клетки в наружной части проводящего пучка. Итак, строение черешков у родов смеловския (форма, независимое прохождение больших пучков, наличие и своеобразная форма механической ткани) и хединия (форма, быстрое слияние всех пучков, отсутствие механической ткани вообще) хорошо отличают эти роды друг от друга.

Подводя итог сказанному, надо отметить, что у родов *Smelowskia* C. A. Mey. и *Hedinia* Ostenf. имеются следующие общие признаки: примерно одинаковое число семяпочек (от 11 до 24 у смеловскии и от 16 до 26 у хединии), спинкорешковые зародыши, почти одинаковые размеры семян (у смеловскии — 1.14—1.23 мм дл. и 0.66—0.81 мм шир.; у хединии 1.11—1.26 мм дл. и 0.69—0.79 мм шир.), олиственное соцветие, перисторассеченные листья. Эти признаки, по-видимому, явились причиной присоединения видов позднее описанного рода *Hedinia* к роду *Smelowskia*. Однако каждый из родов, как показано выше, обладает очень хорошо выраженными отличительными признаками. К числу их относятся: форма завязи — узкоэллиптическая у смеловскии и широкоэллиптическая у хединии; форма плода — у смеловскии плоды вытянутые, с оттянутыми одним или обоими концами, створки их килеватые, вздутые, но не сжатые со стороны перегородки; у хединии плоды короче, широкие, верхний конец их расширенный, створки сжатые со стороны перегородки; резко различно также и строение их механической ткани (см. таблицу, рис. 1, *Б* и *В*, и рис. 4, *Б*, *3* и *В*, *3*). Форма лепестков и чашелистиков также неодинаковая (рис. 1, *Б*, *б* и *в* и *В*, *б* и *в*). Как указано выше, различен и тип волосков, хорошо отличается и строение нектарников (рис. 1, *Б* и *В*, *г—е*). Заслуживают особенно большого внимания также и различия в анатомическом строении черешков (рис. 3, *Б* и *В*). Роды, как видим, хорошо отличаются друг от друга по анатомическому строению их типовых видов. Следовательно, отнесение В. И. Липским (1904) *Hedinia tibetica* к роду *Smelowskia* не может считаться обоснованным.

Теперь предстоит решить вопрос, к какому же роду принадлежит *Hedinia altaica* Pobed. (=*Smelowskia altaica* (Pobed.) Botsch. (Победимова, 1966; Бочанцев, 1968)? Проведенные мною сравнительные исследования

H. altaica по тем же признакам, по которым велись выше сравнения между родами *Hedinia* и *Smelowskia*, дали следующие результаты.

1. Опушение растения. По типу волосков *Hedinia altaica* в значительной степени сближается с *H. tibetica* (рис. 2, *А*, *в* и *Б*, *в*). Из группы разветвленных волосков у нее господствуют двулучевые и лишь изредка, как и у *H. tibetica*, встречаются лишь четырехлучевые, но никогда

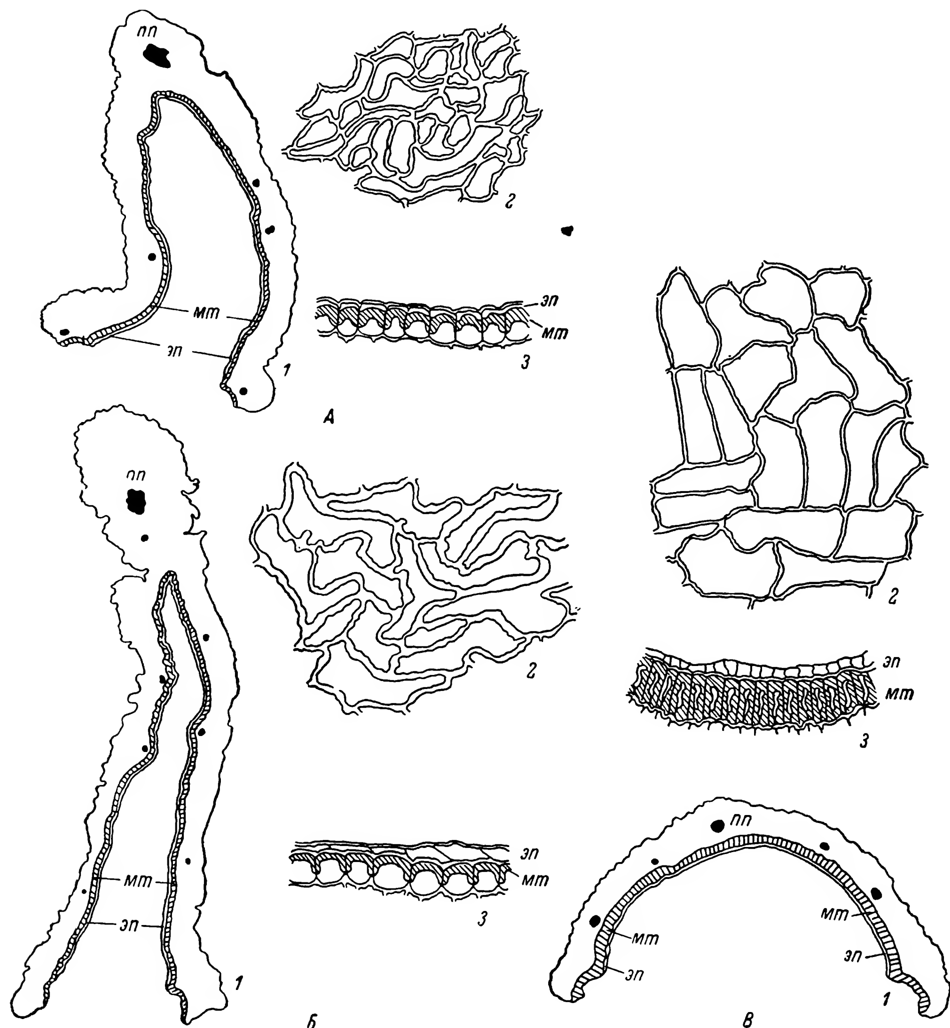


Рис. 4. Строение плода *Hedinia altaica* (*А*), *H. tibetica* (*Б*) и *Smelowskia alba* (*В*).

1 — схема конфигурации створки (увел. 87); *2* — строение эпидермиса перегородки плода (увел. 542); *3* — поперечный разрез механической ткани плода (увел. 542); *пп* — проводящий пучок; *мт* — механическая ткань; *эп* — эпидермис.

не бывает неправильно ветвящихся многолучевых волосков, свойственных смеловскии (простые волоски присутствуют у обоих видов).

2. Нектарники. Нектарники *H. altaica* (рис. 1, *А*, *г*—*е*) не только такого же строения, но и очень близки по форме к нектарникам *H. tibetica*. У них и форма выростов (которые отсутствуют у *Smelowskia alba*, *S. bifurcata* и у *S. calycina*) на свободных концах железки с внутренней стороны коротких тычинок, и утолщения на поверхности нектарников снаружи длинных тычинок во всем подобны *H. tibetica*.

3. Завязь. Как видно из цифровой таблицы, строение завязи подтверждает близость этого вида к роду *Hedinia*.

4. Плод. Соотношение размеров (см. таблицу) плодов, форма створки на поперечном разрезе (рис. 4, *А*, *1*, *Б*, *1*), строение клеток механической

ткани створки (рис. 4, *А*, *3*, *Б*, *3*), строение эпидермиса перегородки (рис. 4, *А*, *2*, *Б*, *2*) также сближают эти виды и несомненно отличают их от видов рода смеловския.

5. Поверхность спермодермы. У *H. altaica* она сетчатая, неглубоко ячеистая, т. е. такого же типа, как у *H. tibetica*.

6. Внутреннее строение черешка. Оно дает особенно интересную картину для суждения о родовой принадлежности этого критического вида. У *H. altaica*, как видно на рис. 3, *А*, он относится не только к тому же типу, что и у *H. tibetica*, и не только принципиально отличается от черешка видов рода смеловския, но и очень близок по внутренней структуре к черешку *H. tibetica*. Не только сходны конфигурация черешка и проводящих пучков, но отсутствуют, так же как и у *H. tibetica*, кольца механических волокон вокруг пучков, что не свойственно черешкам известных видов смеловскии.

Из всего сказанного возможен только один вывод, что у *Hedinia altaica* Pobed. больше общего с родом *Hedinia* Ostenf., чем с родом *Smelowskia* C. A. Mey. Поэтому мы убеждены, что *H. altaica* Pobed. является вторым хорошим видом рода *Hedinia*, как это считает и описавшая его Е. Г. Победимова. Виды, относящиеся к роду *Hedinia*,— *H. altaica* и *H. tibetica* — должны рассматриваться как очень близкие друг к другу.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1938). Теория листовых следов по Грави. Бот. ж., 23, 2. — Алявдина А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Бочанцев В. П. (1968). Критические заметки о крестоцветных, 6. Нов. сист. высш. раст., 5. — Буш Н. А. (1926). *Cruciferae*. Флора Сибири и Дальнего Востока, IV. — Буш Н. А. (1927). К вопросу о значении анатомических признаков для систематики крестоцветных. Юбил. сборн., посвящ. И. П. Бородину. — Буш Н. А. (1931). *Cruciferae*. Флора Сибири и Дальнего Востока, VI. — Буш Н. А. (1939). Хединия — *Hedinia* Ostenf. Флора СССР, 8. — Голубкова В. Ф. (1950). К систематике рода *Dontostemon* Andrz. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1. Флора и системат. высш. раст., 9, 1. — Липский В. И. (1904). Материалы для флоры Средней Азии, II. Тр. СПб. бот. сада, XXIII, 1. — Победимова Е. Г. (1966). Новый вид рода *Hedinia* Ostenf. Нов. сист. высш. раст., 3. — Турчанинов Н. С. (Turczaninow). (1842—1845). Fl. baic.-dahur., I. — Bayer A. (1905). Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. Beih. Bot. Centrbl., II, XVIII. — Boissier E. (1867). Flora Orientalis., I. — Bonnier G. (1890). Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Rev. génér. bot., III. — Crantz H. J. (1769). Classis Cruciformium emendata. — De Candolle A. P. (1821). Systema naturae, II. — Drury W. H. a. R. C. Rollins. (1952). The North American representatives of *Smelowskia* (*Cruciferae*). Rhodora, 54. — Günthart A. (1918). Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Function unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beih. Bot. Centrbl., 35, 1. — Hayek A. (1911). Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. Bot. Centrbl., XXYII, 1. — Hooker W. J. (1833). Flora Borealis Amerika. 1. — Hooker W. J. (1861). *Capsella thomsonii* Hook. J. Linn. Soc., V. — Ledebour C. F. (1842 [1841]). Fl. Rossica, I. — Mayer C. A. (1830). In: Ledebour, Icon. pl., II, t. 151. — Meyer C. A. (1831). In: Ledebour, Fl. alt. III. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, I. — Ostenfeld C. (1922). A list of flowering plants from Inner Asia. In: S. Hedin. Southern Tibet, 6, 3. — Palival G. S. (1967). Ontogeny of stomata in some *Cruciferae*. Canad. J. Bot., 45, 4. — Prantl K. (1891). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl, Die Natürlich. Pflanzenfam., III, 2. — Regel E. et F. Herder. (1866). Enumeratio plantae Semen. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXXIX, 2. — Rollins R. C. (1938). *Smelowskia* and *Polyctenium*. Rhodora, 40. — Rydberg P. A. (1902). Studies on the Rocky Mountain Flora. Bull. Torr. Bot. Club, XXIX. — Schulz O. E. (1924). *Cruciferae* — *Sisymbrieae*. In: A. Engler, Pflanzr., IV. — Schulz O. E. (1936). *Cruciferae*. In: A. Engler u. K. Prantl. Die Natürlich. Pflanzenfam., 2. Aufl., 17b. — Thomson T. (1852). *Hutchinsia tibetica* Thoms. In: Hooker, Icon. pl., tb. 900, 5, 9. — Treitel G. (1938). Beiträge zur Pharmakognosie der *Cruciferae*. Anatomie des Laubblattes. — Vaughan L. G. a. F. M. Whitehouse. (1971). Seed structure and the taxonomy of the *Cruciferae*. Bot. J. Linn. Soc., 64. — Velenovsky Y. (1883). O Medových žlázkách rostlin křižtých ajich upotřebené v systematice rădu tohoto. Böhm. Gesellschaft d. Wissenschaften, VI, XII.

Ленинградский
педагогический институт
им. А. И. Герцена.

(Получено 27 IV 1972).

УДК 581.9 (571.651)

Ю. П. Кожевников

НОВЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

С 1 картой

YU. P. KOZHEVNIKOV. NEW FLORISTIC FINDS IN THE SOUTHWESTERN PART OF CHUKOTKA PENINSULA

В статье приводятся новые флористические находки, сделанные автором в 1971 г. в юго-западной части Чукотского полуострова и в районе истоков р. Канчалан. Обсуждение этих находок позволяет по-новому осветить некоторые моменты четвертичной истории растительного покрова Чукотки.

Летом 1971 г., работая в составе центральночукотского отряда полярной экспедиции Ботанического института, мы посетили ряд пунктов на восточной Чукотке и истоки р. Канчалан. Основной задачей автора было изучение и сравнение конкретных флор в полосе климата, переходного от морского к континентальному, с тем, чтобы оценить флористический переход между центральной и восточной Чукоткой. С этой целью были посещены следующие пункты (см. рисунок): 1) окрестности оз. Сеутакан (рельеф горный, с узкой троговой долиной р. Курортной и широкой межгорной долиной р. Сеутакан), 2) окрестности пос. Конергино (рельеф озерно-увалистый с господством гипоарктических ландшафтов); 3) окрестности пос. Эгвекинот (рельеф горный; имеется ряд негорных стаций в осушенной части фиорда); 4) верховья бухты Этелькуюм (рельеф горный); 5) истоки р. Канчалан (рельеф горный с несколькими широкими межгорными долинами; имеются варианты типичных, горных и кустарниковых тундр); 6) район 94 км трассы Эгвекинот—Иультин, правобережье р. Амгуемы (рельеф равнинно-увалистый, гипоарктические ландшафты); 7) район 32 км той же трассы (рассеченный горный рельеф с большими выходами эффузивов); 8) район 52 км той же трассы (невысокая сопка с останцами, кальцефильная растительность); 9) бассейн р. Матачингай в 30 км к северо-западу от 72 км той же трассы (рельеф горный с широкими террасированными межгорными долинами); 10) мыс Ванкарем (приморские низменные ландшафты).[1]

Каждый из перечисленных районов имеет свои специфические ландшафтные особенности, зависящие от сочетания характера рельефа, состава горных пород и климатической обстановки. Полоса климата, переходного от морского к континентальному, характеризуется не только общими промежуточными параметрами (изотермами самого холодного и самого теплого месяца, преобладающими направлениями и скоростью ветров и т. д.), но и мозаичностью мезоклиматических условий в связи со строением рельефа. Вообще говоря, дифференциация климата по элементам рельефа имеется в любой сколько-нибудь рассеченной местности, а также и в пределах отдельных форм рельефа.[2] Однако в полосе переходного климата мозаичность мезоклиматов приобретает особое значение, поскольку дает возможность сосуществовать в пределах одного района видам и континентального и океанического склада. В полосе переходного климата сочетаются местообитания с преимущественно континентальным режимом условий и с преимущественно океаническим режимом. При этом имеются в виду сравнительно крупные местообитания, сопоставимые с урочищами, мезоклимат которых более детерминирован и постоянен в исторической перспективе, чего нельзя сказать о микроклимате мелких форм рельефа. Историческое постоянство мезоклиматических условий является фактором, благоприятствующим сохранению реликтов. Сказанное о внутренней дифференциации климата по элементам рельефа и о значении этой дифферен-

[1] Полые кружки на карте — другие пункты детальных флористических исследований на Чукотке.

[2] Это находит отражение в климатической таксономии (см. А. А. Борисов, 1970, стр. 132).

циации для растений никоим образом не противопоставляется значению общеклиматических изменений с запада на восток и с юга на север в полосе контакта центральной и восточной Чукотки. Это разные уровни исследования и сравнения, в которых наряду с общими чертами имеются и специфические, отличающие один уровень от другого.

Мозаичность мезоклиматов в переходной полосе тем более существенна, что градиент континентальности на всем северо-востоке очень резок при движении от побережий внутрь страны (Ракита, 1970 г.). Особенно резко эта черта климата проявляется в весеннее и еще более в осеннее время года. Так, с приморских склонов хр. Искатеня весной снег сходит быстрее и, напротив, осенью постоянный покров снега образуется позднее, чем на склонах, закрытых со стороны моря.



Схематическая карта пунктов флористических сборов на западе Чукотки.

Пояснения в тексте.

Учитывая дифференциацию климата в переходной полосе по элементам сильно расчлененного рельефа и значение этой дифференциации для сохранения реликтовых элементов, следует подчеркнуть необходимость дальнейшего пристального флористического изучения полосы с переходным климатом.

Пользуемся случаем, чтобы выразить слова благодарности ленинградским геологам В. И. Калабашкину и И. И. Игошиной, зам. начальника геологического отдела ВЧКЭ К. С. Сухову и многим другим лицам, помогавшим нам транспортом. В определениях видов большая помощь оказана Б. А. Юрцевым и В. В. Петровским, которым автор также чрезвычайно признателен.

Ниже приводится аннотированный перечень наиболее интересных флористических находок.

Salix reptans Rupr. — долина р. Сеутакан близ оз. Сеутакан, задернованные участки по краю высокой надпойменной террасы, 9 VII, цв. В сходных условиях этот вид встречен в том же районе на р. Курортной и на заболоченной надозерной террасе. В 1967 г. этот вид был собран Петровским в среднем течении р. Эргувеем (40 км к северо-востоку от оз. Сеутакан). По его сообщению, восточно-чукотская популяция *Salix reptans* отличается от представителей этого вида с о. Врангеля характером опушения молодых побегов и листьев и намного более высоким участием в сложении растительного покрова о. Врангеля. На Чукотском полуострове *S. reptans* встречается в виде отдельных распластанных по земле кустиков.

Minuartia rossii ssp. *elegans* (Cham. et Schlecht.) Rebr. — истоки Канчалана, р. Южн. Тадлеоан в 10 км от устья, седловина низкой сопки с бу-

гристо-пятнистой кустарничково-осоково-лишайниково-моховой тундрой, 12 VIII, цв., единичные экземпляры находились в этом же районе на сухих склонах в долинах маленьких речек, на галечниках Ю. Тадлеоана. Это самое западное местонахождение этого американского вида и берингийского подвида.

Silene repens Patr. — 52-й км трассы Эгвекинот-Иультин, сопка с останцами, кустарничковая луговина у подножия скальной части сопки, в составе богатого кальцефильного комплекса, 31 VII, цв. Восточносибирско-американский континентальный вид с дизъюнкцией ареала через всю океаническую часть Берингийского сектора Арктики. В данном случае — крайнее восточное местонахождение в Азии.

Cardamine victoris N. Busch — Сеутакан, галечник в устье горной речки в составе кальцефильного комплекса, 1 VII, цв; истоки р. Канчалан, р. Яргинываам, высокая II надпойменная терраса, кустарничково-осоковое полувысохшее болото с голыми пятнами гальки, на пятнах, 10 VIII, цв., пл.

Erysimum pallassii (Pursh) Fern. — Сеутакан, вместе с предыдущим видом, найдено всего два цветущих экземпляра, весьма низкорослых и угнетенных. Этот континентальный по своей природе вид в данном случае, по-видимому, занесен речкой из более удаленных от моря горных долин к северу от оз. Сеутакан.

Draba sibirica (Pall.) Thellung — Сеутакан, 7 км вверх по р. Курортной, верхняя часть горы с останцами, на мелкоземе в щели среди скал, 9 VII, цв.; здесь же встречается по щебнистым склонам. Континентальный сибирский вид. Ближайшее местонахождение — северное побережье Охотского моря.

Dicentra peregrina (Rudolph) Makino — Конергино, щебнистая россыпь на склоне холма в 4 км к ЮВ от поселка, 19 VII, цв.; истоки Канчалана, р. Южн. Тадлеоан, щебнистые шлейфы сопок и нагорные террасы, в составе куртинных и пятнистых дриадовых тундр, 8—12 VIII, вег. Если в Конергино найдена лишь одна маленькая популяция этого вида, то в истоках Канчалана *Dicentra* — весьма обычный вид, хотя и не массовый; встречается во многих типах горных тундр вплоть до верхних частей гор. Местонахождение этого вида в Конергино отделено от основной части ареала заливом Креста и хребтом Искатень и несомненно является реликтовым.

Saxifraga exilis Steph. — Конергино, высокая приморская терраса, на торфяном субстрате с нарушенным растительным покровом, 20 VII, цв. Этот вид близок к *Saxifraga cernua*, с которой вместе он в данном случае и произрастал и от которой отличается, в частности, отсутствием выводковых почек. Однако встречаются экземпляры *S. exilis* с немногими выводковыми почками и тем не менее они всегда отличаются от *S. cernua*. Растение северо-восточной Азии и северо-запада Америки со спорадичной встречаемостью.

Saxifraga redowskii Adams — Конергино, высокая приморская терраса, на торфяном субстрате (вместе с предыдущим видом), 15 VII, цв. Данное местонахождение реликтовое, значительно оторванное от основной части ареала этого якутского вида.

Saxifraga bracteata D. Don — мыс Ванкарем, нивальная луговина на приморском склоне мыса, 1 IX, цв. В настоящее время данное местонахождение является крайним западным пунктом нахождения этого охотско-берингийского вида на северном побережье Чукотки.

Dryas grandis Juz. — Эгвекинот, долина р. Нырвакинотвеем в 3 км от трассы, на галечнике, 4 VIII, вег., цв., пл. Вид массовый в пределах долины, несколько выходит за ее пределы, встречаясь по широким щебнистым полосам стока на шлейфах соседних склонов сопок.

Ближайшее местонахождение этого восточносибирского горного вида — в верховьях р. Угаткын в северо-западной части Анадырского нагорья (сборы А. Е. Катенина и В. В. Петровского, 1968 г.), которое также оторвано от основной части ареала. Новое местонахождение этого вида ближе

к ареалу американской *Dryas drummondii* Richards., из той же секции *Nothodryas* Juz. (Юзепчук, 1929 г.), чем к основной части ареала *D. grandis.*

Astragalus oroboides Hornem. — Конергино, ивнячок (выс. 25 см) на склоне в долину речки в 4 км к СВ от поселка; галечник на приморской террасе, 18 VII, цв. Евросибирский бореально-гипоарктический вид с дизъюнктивным ареалом; на Чукотке крайне спорадичен. Родственные отношения этого вида к североамериканским представителям этой же секции требуют специального исследования.

Oxytropis middendorffii Trautv. s. l. — Эгвекинот, щебнистый склон сопки, 20 VI, цв., 32-й км трассы, щебнистый склон сопки, 26 VII, пл.; 94-й км трассы, щебнистый склон в долину р. Эльдгынтаграун, 24 VIII, пл. Восточносибирский горный вид, редкий в более восточных районах Чукотки.

Callitriche anceps Fern. — 94-й км трассы, долина — р. Амгуемы, пойменное озерко, 24 VIII, пл. Б. А. Тихомировым и В. А. Гаврилюком (1966) приводится для чаплинских горячих источников *C. verna* L., а для окрестностей пос. Лаврентия — *Callitriche subanceps* V. Petr. Для большей части Чукотского полуострова представители рода *Callitriche* неизвестны.

Cnidium ajanense Drude — Конергино, галечник р. Этвыргытгын в 0.5 км от ее устья, в составе богатой галечниковой луговины, 21 VII, цв. В 1970 г. этот вид был собран также близ оз. Аччен (южное побережье Чукотского полуострова, сборы А. А. Коробкова и Т. В. Плиевой. Как выяснено П. Г. Горовым (личное сообщение), прежние сборы с востока Чукотского полуострова, определявшиеся как *C. ajanense*, следует относить к *Podistera macounii* (Couit et Rose) Math. et Const. восточно-чукотско-западноамериканскому виду. Настоящий *C. ajanense* распространен в горах Восточной Сибири, а также в бассейне Анадыря.

Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk. — бассейн р. Матачингай в 30 км к СЗ от 72 км трассы, на останце борта речной долины, 25 VIII, пл. Ранее собирался Петровским и др. в более северной части бассейна р. Амгуемы (159-й км трассы). Из более восточных районов Чукотки вид пока неизвестен.

Pedicularis villosa Ledeb. — Сеутакан, верховья р. Курортной, на галечнике, 6 VII, бут. Крайнее восточное местонахождение этого восточносибирского вида. Ближайшее местонахождение — окрестности пос. Эгвекинот (сборы Юрцева, 1967).

Cassiope ericoides (Pall.) D. Don — истоки Канчалана, каменисто-щебнистые склоны верхней части сопки по правому берегу р. Ярвиваам, 10 VIII, пл., и на других сопках. Характерна экологическая замещаемость этого вида и *C. tetragona.* Последний вид обитает на нижних частях склонов сопок (до высоты 100—200 м) в составе кустарничково-моховых с разной степенью нивальности тундр (где часто доминирует) и среди зарослей *Alnaster fruticosa. Cassiope ericoides* населяет каменистые верхние части гор. Характерный восточносибирский гольцовый субокеанический вид (Юрцев, 1968), достигающий в указанном пункте северо-восточного предела своего распространения.

Gentiana propinqua Richards. — Эгвекинот, 2 км к югу от поселка, склон в долину ручья, кустарничковая луговина, 3 VIII, цв., отцв.; здесь же, в ивняке, в долинке ручья у подножья склона сопки, 28 VII, цв. Этот американский вид еще год назад был известен только с востока Чукотского полуострова (Юрцев и др., 1972).

Gentiana auriculata Pall. — бухта Этелькуюм (верховья), луговины по склонам к небольшой речке, 1 VIII, цв.; Эгвекинот, 3 км к югу от поселка, склон в долину ручья; кустарничковая луговина, 3 VIII, цв. Восточносибирский субокеанический вид, ранее известный с Чукотки только из района Чаплино (Тихомиров и Гаврилюк, 1966).

Trientalis europaea L. ssp. *arctica* (Fisch.) Hult. — Сеутакан, верховья р. Курортной, верхний перегиб надпойменной террасы в долину речки; в составе кустарничковой тундры с *Betula exilis.* Ранее вид был известен только из ближайших окрестностей Чаплинских и Сенявинских горячих

ей на востоке полуострова (Тихомиров и Гаврилюк, 1966), где он растает среди многих других бореальных видов, неизвестных из иных юв Чукотки. Новое местонахождение не согласуется с прежним предением об исключительной приуроченности этого вида в Чукотских ах к горячим источникам. Небольшая популяция седмичника в укам районе наблюдалась нами в непосредственной близости от снеж- хотя, возможно, талые воды снежника проходят глубже располоя корневых систем растений, приуроченных к перегибу террасы, на е которой в долину, в верхней его части, имеется одна из наиболее ых луговин во всем районе р. Курортной. Общая климатическая новка в бассейне этой реки относительно континентальная. Находка *T. europaea* явилась большой неожиданностью.

stilleja kamtschatica N. Pavl. — истоки Канчалана, 10 км вверх Южн. Тадлеоан, галечник небольшой речки, 14 VIII, цв.; в этом же е встречается на сухих склонах сопок, на щебнистых платообраззвышениях в межгорной долине Тадлеоана в составе горных щебнитундр и по ложбинам стока (заметно тяготение к местам с ослабленонкуренцией); 94-й км трассы, низовья р. Эльдгынтаграун, галечники, II, цв., отцв., пл. В районе истоков Канчалана, где вид встречается ьма разнообразных местообитаниях, наблюдалась сильная изменчи- размеров прицветных листьев и долей околоцветника.

nguicula variegata Turcz. — истоки Канчалана, 10 км вверх по жн. Тадлеоан, бугор в 1 км к северу от реки, пятнистая дриадовая а, на голых пятнах и у подножия бугра в кустарничковой тундре, I, пл. Кроме того, вид отмечался на заиленных галечниках мелких рена сухих щебнистых шлейфах и в горных вариантах пятнистых кусчково-осоково-моховых тундр, где встречались цветущие экземп- . Следует отметить широкую экологическую амплитуду и массовость в данном районе. Восточнее этот вид известен с оз. Иони (сборы Юри др., 1969).

tricularia minor L. — истоки Канчалана, 10 км вверх по р. Южн. эоан, пойменное болотное озерцо с *Hippuris vulgaris* и *Sparganium boreum*, 6 VIII, вег. Вид встречен лишь один раз в указанном ге — крайней северо-восточной точке его распространения в Азии; ная часть ареала охватывает более южные районы (Камчатка, Охотия нее). На Аляске этот вид не выходит к побережью за исключением Аляски (Hultén, 1968).

aussurea nuda Ledeb. — истоки Канчалана, р. Южн. Тадлеоан, речерраса, кустарничковая тундра, 6 VIII, пл.; пойменный ивняк, III, пл. Вид известен с восточного берега Чаунской губы (г. Певек), ссейна Анадыря; Хультеном (Hultén, 1968) указывается для бухты идения, однако в гербарии БИН сборов этого вида из бухты Прови- (как и вообще с Чукотского полуострова) не имеется.

риведенный небольшой перечень достаточно пестр, что в той или иной свойственно любому списку флористических «редкостей». Это свяется прежде всего с «индивидуальностью» видов, в том числе и ред- отражающих часто различные этапы в развитии флор. Тем более юта видового состава флоры должна проявляться в полосе переход- климата, где в условиях ландшафтной мозаики могут сосуществовать ния с разным отношением к континентальности — океаничности кли- и с различным направлением миграционных путей. В Берингийском ре, в том числе на западе восточной Чукотки (соответствующая по- есть и на Аляске), такое сосуществование объясняется сложной исто- ландшафтов и климатов.

настоящее время многочисленными исследованиями показано, что эйстоценовую и голоценовую эпохи на северо-востоке Азии происхо- кардинальные изменения физико-географической среды, оказавшие ние на биогеографические комплексы. Непосредственной причиной

изменений было изменение климата. Чередование континентальных и океанических климатических фаз находилось в связи с периодическим возникновением и погружением берингийской суши, связывавшей Азию с Северной Америкой. В эпохи голоценовых потеплений (неотермальное время, по Дайсону, 1966) растительный покров северо-востока также претерпевал серьезные изменения, в частности граница древесной растительности продвигалась далеко на север и северо-восток (Сочава, 1933; Тихомиров, 1944; Петров, 1967). Понятно, что целый ряд недревесных бореальных видов мог проникнуть на северо-восток намного дальше древесных.

Значительная оторванность местонахождений некоторых видов, перечисленных выше (*Dryas grandis*, *Saxifraga redowskii*, *Draba sibirica*), от основной части их ареалов, свидетельствует о реликтовом характере этих местонахождений. Вместе с тем вполне очевидно, что это реликты не одного этапа истории флоры Чукотки.

Попытаемся представить себе обстановку, в которой происходило расселение различных реликтовых видов в юго-западной части Чукотского полуострова, используя данные о современном распространении на Чукотке представителей различных элементов флоры, а также опубликованные материалы по геологической истории Чукотки.

В эпоху поледнего оледнения (Сартанское, Висконсин, Вюрм III), когда в Азию через Берингию проникла волна американских мигрантов (в том числе *Minuartia rossii* и *Gentiana propinqua*), шельф был обнажен не только в северной части Берингии. По данным Ю. П. Барановой и С. Ф. Бискэ (1964), узкая полоса его, представлявшая озерно-речную равнину, существовала вдоль северного побережья Анадырского залива. С севера и запада эта равнина ограничивалась хребтами Искатень и Пикульней, покрытыми ледниками. Наличие мощных ледников не могло не отражаться на климате окружающих их пространств даже в периоды полной стабилизации ледников в связи с началом потепления климата. Однако обстановка на североанадырском шельфе могла быть менее суровой за счет струй теплого течения, идущего от Аляски вдоль южного берега Берингии. Наиболее вероятно, что многие виды мигрировали на Чукотский полуостров через осушенные пространства североанадырского шельфа. На эту мысль наводит, в частности, находка *Dicentra peregrina* в районе Конергино и массовость этого вида в истоках Канчалана, т. е. по другую сторону залива Креста. Но в период осушения североанадырского шельфа, залива Креста еще не было. По-видимому, ландшафты осушенного шельфа были сходны с современными ландшафтами в районе Конергино.

Представляется маловероятным, чтобы растения, перечисленные ниже, мигрировали в эпохи потепления (межледниковые или современную) через хр. Искатень с его альпийского типа цепями гор, подвижными крутыми склонами и глубоко врезанными долинами. К видам, мигрировавшим через область североанадырского шельфа на Чукотский полуостров из Анадырско-Пенжинского района, мы относим *Saxifraga redowskii*, *Pinguicula variegata*, *Cnidium ajanense*, *Utricularia minor*, *Dicentra peregrina* и *Scirpus maximowiczii* C. B. Clarke, найденный также в истоках Канчалана, что явилось связующим звеном между восточночукотскими местонахождениями этого вида и основной забайкальско-охотской частью его ареала (Юрцев, 1965). Заметим, что перечисленные виды являются восточносибирскими, неизвестными на Аляске. По североанадырскому осушенному шельфу происходили также миграции в юго-западном направлении (с Чукотского полуострова). Возможно, что таким путем добралась до Охотского побережья *Saxifraga bracteata*.

В голоценовую эпоху (фаза морского климата на восточной Чукотке) целый ряд субокеанических и континентальных видов мог мигрировать из бассейна Анадыря, из североохотских (или еще более южных) районов до юго-западного подножья хр. Искатень и вдоль его северо-западного макросклона. Образование залива Креста, в верховьях вплотную подступающего к хр. Искатень, сильно затруднило или сделало невозможным миграции некоторых видов вдоль юго-восточного макросклона этого хребта.

К этой группе видов мы относим *Castilleja kamtschatica*, *Salix boganidensis* Trautv., *Trollius membranostylis* Hult. — это виды, найденные в истоках Канчалана и уже известные из бассейна Амгуемы. Сюда же относятся *Gentiana auriculata*, неизвестная из более северных районов, но, вероятно, могущая там оказаться.

В эпохи максимально теплого климата в голоцене на Чукотском полуострове, возможно, особое развитие получили кустарниковые тундры (ольшатники и ивняки). Помимо большего количества тепла климат был и более влажным, поскольку огромные пространства Северного океана освобождались ото льдов (по Дайсону, 1966) 3000 лет тому назад паковые льды Северного океана растаяли полностью). По-видимому, появление на Чукотском полуострове некоторых бореальных видов целесообразно связывать со временем максимальных потеплений. К таким видам можно отнести *Trientalis europaea*, *Pyrola minor*, *Linnaea borealis*, *Saussurea nuda* и др., в настоящее время находящиеся на положении реликтов. Их реликтовость говорит о том, что в эпоху последнего оледенения с несравненно более суровым климатом, чем современный, эти виды едва ли могли существовать на Чукотском полуострове. А тот факт, что по крайней мере некоторые бореальные виды могли оказаться на полуострове в теплые эпохи голоцена, свидетельствует, что эти виды пришли из Азии, а не из Америки. поскольку Берингов пролив существовал с начала голоцена беспрерывно.

Обсуждение характера миграций отдельных видов (*Dryas grandis*. *Draba sibirica*) весьма проблематично из-за огромных дизъюнкций между Чукотскими местонахождениями и основной частью их ареалов. Однако эти дизъюнкции отчасти означают отсутствие находок этих видов на большом протяжении. По-видимому, дальнейшие исследования выявят связующие звенья в области дизъюнкций отдельных видов и позволят сделать заключения о путях миграций этих видов. Новые флористические исследования на западе восточной Чукотки (и вообще на Чукотке) позволят проверить высказанные выше соображения.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора. (1966, 1971). Тт. IV, VI. — Борисов А. А. (1970). Климатография Советского Союза. — Баранова Ю. П. и С. Ф. Бискэ. (1964). Северо-восток СССР. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. — Дайсон Д. (1966). В мире льда. — Петров О. М. (1967). Палеогеография Чукотки в позднем неогене и в четвертичное время. В кн.: The Bering Land Bridge. — Сочава В. Б. (1933). К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. ж., 18, 4. — Тихомиров Б. А. (1944). Основные черты четвертичной истории растительного покрова советской Арктики. Бот. ж., 29, 2—3. — Тихомиров Б. А. и В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова. В кн.: Растения Сибири и Дальнего Востока. — Шило Н. А. (1970). Рельеф и геологическое строение. В кн.: Север Дальнего Востока. — Юрцев Б. А. (1962). О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. Бот. ж., 47, 3. — Юрцев Б. А. (1965). О систематическом положении *Eriophorum japonicum* Maxim. Бюлл. МОИП. LXX (1). — Юрцев Б. А. (1966). Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор северо-востока Сибири. В кн.: Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Юрцев Б. А., Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев. (1972). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57, 7. — Hultén E. (1937). Outline of the history of Arctic and boreal biota during the quarternary period. — Hultén E. (1958). The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. — Hultén E. (1963). The distributional conditions of the flora of Beringia. В кн.: Pacific basin biogeography. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 VI 1972).

УДК 576.312.37 : 582.542.1 (575.4)

П. Чопанов и В. Н. Юрцев

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ ТУРКМЕНИИ

P. CHOPANOV AND V. N. YURTSEV. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GRASSES OF TURKMENIA

Статья посвящена результатам изучения хромосомных чисел 17 видов и 1 разновидности злаков Туркмении. Приводятся места и даты сбора их семян. Для 9 видов хромосомные числа определены впервые, а для разновидности установлено новое их значение.

В последнее время большое внимание уделяется всестороннему кариологическому изучению флоры отдельных географических районов, видов и систематических групп растений. Это связано с тем, что кариологические исследования дают возможность решить многие вопросы систематики, биологии, экологии и селекции растений. Хромосомные числа у значительного количества видов злаков определены. Однако на территории Туркмении злаки не изучены в кариологическом отношении. Материалом для нашего исследования 17 видов и 1 разновидности злаков Туркмении послужили семена, собранные П. Чопановым в различных районах южной Туркмении и хранящиеся в гербарии Института ботаники АН Туркменской ССР. Хромосомные числа определялись в корешках проростков семян, которые фиксировались уксусным алкоголем (3—1). Подсчет числа хромосом проводил В. Н. Юрцев на давленых препаратах, окрашенных ацетокармином. Данные о происхождении исследованного материала и хромосомных числах изученных нами растений приводятся в таблице.

Числа хромосом у некоторых злаков Туркмении

Вид	Числа хромосом (2n): наши определения	Числа хромосом (2n): по литературным данным	Место и дата сбора семян
Agrostis transcaspica Litv.	28	—	Копетдаг, Куркулаб, 2 VIII 1967
Apera interrupta (L.) Beauv.	14	14, 28	Копетдаг, г. Душак, 23 VII 1966
Catabrosella parviflora (Boiss.) Tzvel.	12	—	Копетдаг, г. Душак, 29 VII 1968
Chloris villosa (Desf.) Pers.	10	—	Кара-Кала, Богандар, 25 VIII 1967
Elytrigia repens (L.) Desv.	42	28, 42, 56	Копетдаг, г. Тогарев 18 VII 1967,
Eremopoa oxyglumis (Boiss.) Roshev.	42	14, 42	Копетдаг, г. Душак, 19 VIII 1968
Eremopyrum buonapartis (Spreng.) Nevski	28	14, 28	уроч. Карабиль, 1 VI 1967
E. buonapartis var. *hirsutum* Grossh.	28	14	Сев. Ашхабада, 22 V 1968
Festuca valesiaca Schleich.	42	14, 28, 42	Копетдаг, г. Арваз, 20 VI 1966
Melica hohenackeri Boiss.	18	—	Копетдаг, г. Душак, 31 VII 1967
M. persica Kunth	18	—	Копетдаг, г. Арваз, 21 VI 1966
Nardurus krausei (Regel) V. Krecz. et Bobr.	14	—	г. Кугитанг, 16 VI 1967
Poa annua L.	28	14, 24, 26, 28	Ашхабад, 31 V 1968
Polypogon demissus Steud.	42	28, 42	Пос. Бабарап, 11 VI 1968
Puccinellia gigantea Grossh.	14	—	Копетдаг, Хейрабад, 2 VIII 1968
Trisetaria cavanillesii (Trin.) Maire	14	—	Сев. Ашхабада, 29 V 1968
Vulpia myuros (L.) C. C. Gmel.	42	14, 42	Копетдаг, г. Арваз, 18 VI 1967
V. persica (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr.	42	—	Пос. Яблоновка, 21 V 1968

Как видно из таблицы, числа хромосом для 9 видов определены впервые, а для 1 разновидности (*Eremopyrum buonapartis* var. *hirsutum*) установлено новое их значение. Коротко прокомментируем полученные нами данные. В крупном роде *Agrostis* L., насчитывающем в своем составе свыше

100 видов (Рожевиц, 1937), числа хромосом были определены для 70 видов (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). В Туркмении этот род представлен 2 многолетними видами: *A. stolonifera* L., у которого хромосомное число 2n=28 (Цвелев и Болховских, 1965), и *A. transcaspica* Litv., встречающегося в предгорьях южной Туркмении, хромосомное число у которого, по нашему определению, тоже 2n=28; последний вид встречается в поймах рек, у родников и арыков.

Род *Catabrosella* Tzvel., выделенный Н. Н. Цвелевым из рода *Colpodium* Trin. (Цвелев, 1964; Цвелев и Болховских, 1965), включает в себя 10 видов. Вид *C. parviflora*, произрастающий в небольшом количестве на влажных мелкоземистых местах гор и предгорий, имеет хромосомное число 2n=12, т. е. является диплоидом.

Из 60 видов рода *Chloris* Sw. на территории Туркмении встречаются 2 вида: *Ch. villosa* (Desf.) Pers. и *Ch. virgata* Sw. *Ch. villosa*, у которого хромосомное число определено нами впервые, встречается в юго-западной Туркмении (Кара-Калинский р-н), на каменистых склонах гор.

Из 80 видов рода *Melica* L. (Рожевиц, 1937) хромосомные числа определены у 38 видов. У видов *M. hohenackeri* Boiss. и *M. persica* Kunth, произрастающих на каменистых склонах Копетдага, хромосомные числа оказались одинаковыми (2n=18).

Небольшой род *Nardurus* Reichb. в кариологическом отношении почти не исследован. Из 7 видов этого рода (Рожевиц, 1937) число хромосом ранее было определено только у *N. maritimus* (L.) Murb. 2n=14 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969). У нас этот род представлен одним видом *N. krausei*, встречающимся на мелкоземистых склонах гор, реже на подгорной равнине. По нашим данным, хромосомное число этого вида такое же, как у *N. maritimus*, 2n=14.

Из 86 видов *Puccinellia* Parl. (Цвелев, 1954) хромосомные числа определены у 37 видов. Вид *Puccinellia gigantea* Grossh., хромосомное число которого 2n=14, в Туркмении произрастает на влажных, часто засоленных местах.

Однолетник *Trisetaria cavanillesii* (Trin.) Maire — диплоид (2n=14), в Туркмении встречается в основном в песчаных пустынях.

Небольшой род *Vulpia* C. C. Gmel. содержит около 26 видов, в Туркмении представлен 4 видами, из них в кариологическом отношении уже были изучены *Vulpia myuros* (L.) J. F. Gmel. (2n=14; 2n=42). Для *V. persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr. хромосомное число устанавливается нами впервые (2n=42); это растение обитает на глинистых и щебенчатых склонах и песчаных местах в южной части республики.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, I. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Соколовская А. П. (1937). Карио-географическое исследование рода *Agrostis* L. Бот. ж. СССР, 22, 5. — Соколовская А. П. и Н. С. Пробатова. (1968). Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. Бот. ж., 53, 12. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Цвелев Н. Н. (1954). Монография рода бескильница (*Puccinellia* Parl.). Диссертация, Л. — Цвелев Н. Н. (1957). Заметки о злаках флоры СССР, Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, VIII. — Цвелев Н. Н. (1963). Заметки о злаках флоры СССР. III. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, XXII. — Цвелев Н. Н. (1964). О роде *Colpodium* Trin. Новости сист. высш. раст. — Цвелев Н. Н. (1966). Об эколого-географических расах в семействе злаков *Gramineae* и их таксономическом ранге. Бот. ж., 51, 8. — Цвелев Н. Н. и З. В. Болховских. (1965). О роде Цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*). (Кариосистематическое исследование). Бот. ж., 50, 9. — Цвелев Н. Н. и В. Г. Гриф. (1965). Кариосистематическое исследование рода *Eremopoa* Roshev. (*Gramineae*). Бот. ж., 50, 10. — Чопанов П. (1959). Конспект злаков флоры Туркмении. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, V.

Институт ботаники
АН Туркменской ССР, Ашхабад
и Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
Москва.

(Получено 25 IX 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (019.941)581.524.44 (471.342)

Г. Д. Скальная. Растительный мир Кировской области. Указатель литературы. Киров, 1971 (Кировская областная библиотека им. А. И. Герцена), 76 стр., тираж 1000.

L. I. KRASOVSKY. *G. D. SKALNAYA.* THE VEGETATIVE WORLD OF THE KIROV DISTRICT. 1971

Работа Г. Д. Скальной, библиографа Кировской областной библиотеки им. А. И. Герцена, имеет большую ценность, так как охватывает около 500 публикаций о флоре и растительности края с конца XVIII ст. по 1963 г. К работе над этим справочником были привлечены члены Кировского областного отделения ВБО во главе с Э. А. Штиной и крупнейшим знатоком края А. Д. Фокиным, которые отредактировали текст или составили аннотации к каждому упоминаемому в справочнике изданию.

Публикации систематизированы по шести разделам: ботанические исследования, растительность, дикорастущие полезные растения, сорные растения, флора и фенология. Эти крупные разделы, за исключением посвященных сорным растениям и фенологии, дробятся на более мелкие параграфы. Так, отдел о растительности имеет краткие параграфы истории развития растительности, общей характеристики растительного мира, о растительности болот, лесной растительности и луговой растительности. В разделе «Флора» имеются параграфы о работах общего характера, о водорослях, грибах, лишайниках, мхах и сосудистых растениях.

В конце книги два алфавитных указателя — авторов и заглавий работ и указатель географических названий. Кроме того, приведен обширный список использованных источников.

Для примера рассмотрим один или два параграфа, например публикации по общей характеристике растительности и параграф о флоре водорослей. По растительности приводится 30 работ, среди которых имеются «Геоботанические исследования о черноземе» Ф. И. Рупрехта, три классические работы С. И. Коржинского, работы вятского уроженца Н. А. Буша, «Дневные записки» П. И. Рычкова (1770—1772) и от того же времени «Дневные записки» акад. И. И. Лепехина, сообщавшего об употреблении в пищу пихтовой коры крестьянами к северу от тогдашнего Хлынова (ныне Кирова). Особого внимания заслуживают фундаментальные работы А. Д. Фокина от 1930 г. по изучению растительности края. Выявленные им границы растительных зон и подзон используются при составлении карт растительности всей страны (см. «Растительный покров СССР», т. I, 1956). Заслуживают внимания новейшие работы А. Н. Territory Кликашевой (1958) и В. П. Корякиной (1960) по описанию современной растительности области.

В изучении флоры почвенных водорослей Кировская область находится в исключительно благоприятном положении, так как при кафедре ботаники Кировского сельскохозяйственного института находится крупнейший центр по разработке этого вопроса, руководит им проф. Э. А. Штина, перу которой принадлежит 13 работ из 27, приводимых в параграфе по альгологии. Среди этих работ «Флора водорослей среднего течения реки Вятки» отмечена как первая капитальная работа по фитопланктону и частично бентосу среднего течения р. Вятки вниз от г. Кирова до с. Медведок Нолинского района. В работе перечислено 555 форм альгофлоры. Интересна работа того же автора: «Микрофлора озернопрудовых водоемов Кировской области в связи с вопросами рыбного хозяйства». Как основная работа по почвенной альгофлоре области отмечена докторская диссертация Э. А. Штиной: «Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области», где дается систематический список 235 видов и форм водорослей. Работы в этом направлении продолжаются, и рецензируемый указатель уже теперь требует значительных дополнений.

Наряду с основными работами в справочник включены и такие издания, в которых иногда встречается лишь упоминание о Кировской области или Вятской губернии, в том числе и «Флора СССР» со всеми ее 30 томами. Интересны исследования по отдельным специальным вопросам, например работы о маленьком ботаническом саде города Кирова, описания некоторых лесных дач, болот, фенологические отчеты, статистические сводки и т. д.

Из пяти сотен работ, кроме упомянутых выше, могут быть отмечены еще многие. К их числу относится брошюра А. Д. Фокина (1939) о ботанических исследованиях за период 1917—1939 гг., статьи А. Д. Смирновой (1951, 1954) о лесах севера области, диссертации И. А. Шабалиной (1953) о дубе в пойме р. Вятки и В. П. Корякиной (1954)

о лещине в Кировской области, статьи И. П. Василевича (1954) о лугах по р. Вятке, П. М. Решетникова (1928) о кормовых растениях сена с лугов области, Л. Б. Колокольникова (1931) о сорной растительности, книга М. А. Казакова (1963) о лекарственных растениях. По флоре сосудистых растений могут быть отмечены статьи Н. А. Буша (1889, 1894), А. П. Ильинского (1915), П. Н. Крылова (1885), а также «Определитель растений Северо-Востока Европейской России» А. Сняткова, Г. Ширяева, И. Перфильева (1922). По флоре грибных болезней и повреждениям культурных растений писал А. Д. Фокин (1923), о почвенных грибах — Е. В. Бажина (1962), о лишайниках — П. Н. Никольский (1929), о мхах — А. В. Кудряшов (1938).

Исторический интерес представляют «Флоры» А. Вештомова (1847), А. Радакова (1878), К. Пупарева (1855) и в значительной мере упомянутый выше «Определитель» А. Сняткова с соавторами (1922).

Неустранимым недочетом всякой такой итоговой сводки является ее быстрое старение, особенно в наше время, когда ежегодно появляется много новых работ как местных, так и общесоюзных, отражающих флору или растительность области. Второй минус — ограничение территории исследования пределами административной области. Как известно, административные границы менялись и, вероятно, будут меняться, и такая «областная ботаника» со временем теряет свое значение в большей или меньшей степени.

Несмотря на это, появление очень тщательно и вполне профессионально составленного библиографического обзора Г. Д. Скальной — отрадное событие в культурной жизни края и ценный двухвековой итог ботанических публикаций о растительном мире огромной территории в 12.5 млн га. Из сводки видно, что многое сделано в изучении края, но остается еще почти нетронутая целина в большинстве вопросов и даже в инвентаризации высших растений области.

Л. И. Красовский.

Кировский сельскохозяйственный институт.

(Получено 20 VI 1972).

УДК (019.941)581.527.5 : 582.374—582.42/.47(582.52)

«**Index Holmensis**». Ed. H. Tralau. I. *Equisetales — Gymnospermae*, 1969; II. Monocotyledoneae (A—I), 1972. (**«Индекс Холмензис»**, I, 1969; II, 1972)

HANS TRALAU AND A. K. SKVORTSOV. INDEX HOLMENSIS. I, 1969; II, 1972

Точные данные о географическом распространении отдельных таксонов растений необходимы для многих отраслей теоретической и прикладной науки: для систематики, для биогеографии, для естественноисторического районирования территорий, для изучения истории развития флор, климатов и континентов, для ботанического ресурсоведения и т. п. Неслучайно поэтому интерес к картированию распространения отдельных таксонов, особенно видов, неуклонно нарастает. Если после публикации первой известной нам карты ареала, показавшей распространение бука (Schouw, 1823), до появления следующих карт (Hoffmann, 1860, 1865) прошло четыре десятилетия, то в настоящее время разнообразных карт и карточек, показывающих распространение отдельных таксонов растений, публикуется ежегодно несколько тысяч. Каждые 20 лет число публикуемых карт увеличивается в 2—3 раза; общее же число опубликованных карт и схем ареалов сосудистых растений по ориентировочной оценке составляет сейчас около 400 тысяч. Не приходится сомневаться, что темпы публикаций будут и далее нарастать. Как ориентироваться в этом океане информации? Ситуация напоминает ту, в которой оказалась видовая номенклатура растений 90 лет тому назад, когда родился «Index Kewensis». Почти тогда же возник «Index Londinensis», поставивший себе задачей дать ориентацию в опубликованных изображениях отдельных видов. Сейчас, очевидно, назрела необходимость в еще одном «Индексе», который учитывал бы опубликованные карты ареалов.

Ответом на эту необходимость должен стать «Index Holmensis». Работа над новым «Индексом» начата несколько лет тому назад в Стокгольме по инициативе и под руководством одного из нижеподписавшихся (Х. Тралау). Вышло в свет два тома: I, охватывающий сосудистые споровые и Голосеменные, и II, включающий половину однодольных. Во II томе удалось устранить многие из недостатков, присущих I тому: текст стал вдвое компактнее, значительно сокращено число пропусков и искажений, расширена библиографическая база, создана коллективная редакционная коллегия. Основой составления «Индекса» служат картотеки, имеющиеся в Музее естественной истории в Стокгольме, в Государственном гербарии в Лейдене (Голландия) и в Биосекции университета Галле (ГДР). Однако для того чтобы «Index Holmensis» стал действительно полным и универсальным справочником, необходима еще более широкая международная кооперация. В частности, большое число карт ареалов, опубликованных и публикуемых в СССР, особенно в журналах широких профилей, в различных

сборниках, областных и республиканских изданиях, лишь очень неполно отражается в названных картотеках.

От лица редколлегии «Index Holmensis» нижеподписавшиеся обращаются к советским ботаникам с просьбой о присылке публикаций или отдельных оттисков с изображениями ареалов растений. В равной мере редколлегия будет благодарна и за присылку библиографических данных, составленных по принятой в «Index Holmensis» схеме. Название вида (принятое в цитируемой публикации, без всякого исправления или замены синонимов). — Автор (с инициалами). — Название статьи (книги). — Название журнала (для книг — указание издательства и места издания), том, номер страницы, номер рисунка. — Географический район, для которого дан ареал (например: весь мир, Евразия, Кавказ, Московская область).

Прилагаем небольшую выборочную библиографию наиболее важных ареографических публикаций, а также статей, информирующих о современных ареографических проектах.

БИБЛИОГРАФИЯ

«Ареал». Под общ. ред. А. А. Гроссгейма и Б. К. Шишкина. Вып. 1. Ред. А. И. Толмачев. М.—Л., Изд. АН СССР, 1952. — Ареалы растений флоры СССР. Ред. А. И. Толмачев. Вып. 1—2. Л., Изд. Ленингр. унив., 1965—1969. — Арктическая флора СССР. Ред. А. И. Толмачев. Вып. 1—6. М.—Л., Изд. «Наука», 1960—1971. — Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. Изд. 2, М.—Л., Сельхозгиз, 1933. — Гамerman А. Ф. и Е. Ю. Шасс. Схематические карты распространения важнейших лекарственных растений СССР. М.—Л., Изд. АН СССР, 1954. — Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 2, тт. 1—7 (тт. 5—7 под ред. Ан. А. Федорова). Баку (тт. 1—3), М.—Л. (тт. 4—7), 1939—1967. — Полянская О. С. Склад флёры Беларуси. Минск, 1931. — Районы распространения важнейших сорных растений СССР. Под общ. ред. А. Н. Волкова. М.—Л., Сельхозгиз, 1935. — Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. Л., Изд. Ленингр. унив., 1962. — Флора Мурманской области. Под ред. Б. Н. Городкова и А. И. Поярковой. Тт. 1—5, Изд. АН СССР, М.—Л., 1953—1960. — Eesti NSV Floora (Флора Эстонской ССР). K. Eichwald, J. Vaga et al. Vol. 1—4, 6—8, 10. Tallin. Eesti NSV Teaduste Akadeemia, 1953—1971. — Snarskis P. Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti. Vilnius, 1954. — Atlas of the British flora. Ed. F. H. Perring and S. M. Walters. Edinburgh—London, 1962. — Critical supplement, ed. F. H. Perring and P. D. Sell. Edinb.—L., 1968. Atlas rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce. Red. Z. Czubiński i S. Białobok. Fasc. 1—10. Poznań, 1963—1971. — Bresinsky A. Neue Methoden zur floristischen Erforschung Bayerns. — Ber. Bayer. Bot. Ges., 39 : 29—34, 1966. Buhl A. Punktkartierung und Rasterkartierung im Bereich des Kartierungsgebietes der Arbeitsgemeinschaft mitteldeutscher Floristen. — Wiss. Z. Univ. Halle-Wittenberg, math.-naturw. Reihe, 18 : 475—480, 1969. Charpin A., J. Miège. Matériaux pour la cartographie floristique du département de la Haute-Savoie. — Candollea, 25 : 25—44, 1970. Critchfield W. B. a. E. L. Little. Geographic distribution of the pines of the world. — U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. № 991. Washington, 1966. Distributiones plantarum Africanarum. Jard. Bot. nation. Belgique, Bruxelles. Fasc. 1—3, 1969—1970. Dupont P. The map scheme for the French flora. — Proc. Bot. Soc. Brit. Isles, 6 : 357—361, 1967. Faegri K. Maps of distribution of Norwegian vascular plants. I. Coastal plants. Oslo, 1960. Garweidner E. Zur floristischen Kartierung in Südbayern. — Mitt. Arbeitsgem. flor. Kart. Bayern, 1 : 1—5, 1971. Greuter M. W. Présentation du projet de la cartographie de la flore Suisse. — Trav. Soc. Bot. Genéve, 9 : 12—13, 1968. Haeupler H. Die Kartierung der Flora Mitteleuropas. — Decheniana, 122 : 323—336, 1970. Hara H. a. H. Kanai. Distribution maps of flowering plants of Japan. 1—2, Tokyo, 1958—1959. Hoffmann H. Vergleichende Studien zur Lehre von der Bodenstetigkeit der Pflanzen. — Ber. Oberhess. Ges. Natur. u. Heilk., 8, № 1, 1860. Hoffmann H. Untersuchungen zur Klima und Bodenkunde. — Bot. Zeitung, Beilage, 1865. Hoffmann H. Pflanzenarealstudien in den Mittelrheingegenden. — Ber. Oberhess. Ges. Natur. u. Heilk., 12, № 51; 13, № 1. Hultén E. The amphiatlantic plants and their phytogeographic connections. — Svenska Vet.-Akad. Handl., 4 ser., 7, № 1, 1958. Hultén E. The circumpolar plants. I—II. Sv. Vet.-Akad. Handl., 4 ser., 8, № 5, 1962; 13, № 1, 1971. — Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 198. Hultén E. Atlas över växternas utberdning i Norden. Stockholm, 1950; 2 ed., Stockholm, 1971. Index Holmensis. Ed. H. Tralau. I. *Equisetales—Gymnospermae*. Zürich, 1969. — II. *Monocotyledoneae* (A—I). Zürich, 1972. Jalas J. Report on mapping the flora of Europe. — 5. Simposio de Flora Europaea : 15—23. Sevilla, 1969. Jalas J. a. J. Suominen. Mapping the distribution of European vascular plants. — Memor. Soc. Fauna Fl. Fenn., 43 : 60—72, 1967. Kornaś J. Prace nad atłasem rozmieszczenia roślin naczyniowych w Karpatach polskich. — Wiadom. bot., 10 : 17—23, 1966. Little E. L. Atlas of United States trees. I. U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. № 1146. Washington, 1971. Meusel H. Vergleichende Arealkunde. Berlin, 1943. Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. Meusel H. и др. Die Kartierung der Farn- und Blütenpflanzen in der südlichen DDR und in angrenzenden Gebieten. Arbeitsgemeinsch. sächs. Botan. Halle/Saale, 1968. Niklfeld H. Bericht über die Kartierung der Flora Mittleuropas. — Taxon, 20, № 4 : 545—571, 1971. Pacific

p l a n t   a r e a s. Ed. C. G. G. J. van Steenis. Vol. 1, Manila, 1963. Vol. 2, Leyden, 1966. P a v l e t i ć Z. Floristicko kartiranje Sjeverne Hrvatske. — Acta Bot. Croat., 29 : 455—458, 1969. P f l a n z e n a r e a l e. Hrsg. E. Hanning u. H. Winkler. Reihe 1—5. Jena, 1926—1940. R a d f o r d A. E., H. E. A h l e s, C. R. B e l l. Atlas of the vascular flora of the Carolinas. North Carol. Agric. Exp. St. Bul., № 165, 1965. S c h o u w J. F. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie Atlas. Copenhagen, 1823. S l a v i k B. Metodika sitového mapovani ve vztahu k pripravovanému fytogeografickemu atlasu ČSR. — Česka bot. spol. Zpr., 6 : 55—63, 1971. S o p e r J. H. Mapping the distribution of plants by machine. — Canad. J. Bot., 42 : 1087—1100, 1964. S t e y e r m a r k J. A. Flora of Missouri. Ames, 1963. T r a l a u H. — vide Index Holmensis. V e r b r e i t u n g s k a r t e n brandenburgischer Leitpflanzen. Hrsg. W. R. Müller-Stoll u. H. D. Krausch. Reihe 1—3. — Wiss. Z. Pädag. Hochsch. Potsdam, Math.-Naturw., 3—5, 1957—1960. — V e r b r e i t u n g s k a r t e n mitteldeutscher Leitpflanzen. Hrsg. H. Meusel (Reihe 1—9), H. Meusel und H. Buhl (Reihe 10—11). Reihe 1—6 : Hercynia, 1—3. 1937—1944. Reihe 7—11 : Wiss. Z. Univ. Halle-Wittenberg., math.-naturw., Reihe, 3—17, 1953—1968. W a l t e r H. Arealkunde. 2. Aufl. bearb. von H. Straka. Stuttgart, 1970. W e l t e n M. Die Kartierung der Schweizer Flora. — Boissiera, 19 : 97—105, 1971.

Ханс Тралау и *А. К. Скворцов.*

Государственный музей естественной истории, Стокгольм
и
Главный ботанический сад Академии наук СССР, Москва.

(Получено 20 IV 1972).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9

ПАМЯТИ ИВАНА ВАСИЛЬЕВИЧА ВЫХОДЦЕВА
(3 IX 1893—31 III 1971)

V. S. SHARASHOVA, L. I. POPOVA AND L. P. LEBEDEVA.
TO THE MEMORY OF I. V. VYKHODTSEV (3 IX 1893—31 III 1971)

31 марта 1971 года после продолжительной и тяжелой болезни скончался доктор биологических наук, академик Академии наук Киргизской ССР, заслуженный деятель науки Киргизской ССР, член КПСС, председатель Киргизского отделения Всесоюзного ботанического общества Иван Васильевич Выходцев; в его лице ботаническая общественность потеряла знатока флоры и растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения.



И. В. Выходцев родился 3 IX 1893 в с. Боровском Томской губернии Алтайского округа. Научную деятельность в области ботаники он начал еще студентом Томского государственного университета. В качестве дипломных исследований им были представлены две работы: «Луга реки Алей» и «Коростелевая степь». В 1926 г. И. В. изучал растительный покров Барабинских степей.

И. В. Выходцев был организатором ботанических исследований в Киргизии, куда приехал в апреле 1927 г. и сразу же, установив тесную связь с земельными органами республики, приступил к изучению богатейшей растительности края и к организации соответствующих учреждений и коллективов. Первой исследовательской ячейкой было Почвенно-ботаническое бюро при Управлении землеустройства Наркомзема Киргизской АССР, реорганизованное впоследствии в Институт краеведения.

В 30-х годах под методическим руководством Всесоюзного Института кормов была проведена первая инвентаризация естественных пастбищ и сенокосов СССР. В Киргизии в 1932—1934 гг. И. В. был организатором, руководителем и исполнителем этих работ на большей части территории.

С 1931 г. почвенно-ботанические работы были сосредоточены в Отделе кормодобывания Киргизского научно-исследовательского института животноводста. Под руководством И. В. в разных уголках Тянь-Шаня и Алая работали кормово-геоботанические экспедиции; за короткий период был расшифрован ботанический состав пастбищ и сенокосов, дана кормовая характеристика выпасов и составлена геоботаническая карта территории республики, экспонированная на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке, за которую И. В. в 1940 г. была присуждена Большая серебряная медаль ВСХВ. За работы в области изучения и расширения кормовой базы его имя дважды было занесено в Книгу почета ВСХВ.

В 1936 г. за работы по геоботанике И. В. без защиты диссертации была присуждена ученая степень кандидата биологических наук.

В 1938 г. по постановлению правительства Киргизской ССР и по поручению Комитета наук при Совнаркоме Киргизской ССР И. В. Выходцев и Е. В. Никитина организовали ботанический сад Академии наук Киргизской ССР.

Параллельно с геоботаническими обследованиями проводилось стационарное изучение растительных сообществ с целью получения наиболее обоснованных показателей урожайности пастбищ в сезонном аспекте и по годам использования, выявления циклов стравливания и т. д. В то же время действующие стационары предоставляли широкие возможности для сбора материалов теоретического характера по структуре и ритмике сообществ, по сезонной динамике химического состава и пластических веществ в растениях.

После организации Киргизского филиала АН СССР, реорганизованного в 1954 г. в Академию наук Киргизской ССР, И. В. руководил в системе Академии ботаническими исследованиями. В течение ряда лет (1943—1949 гг.) он являлся членом президиума Киргизского филиала Академии наук СССР, с 1943 по 1952 г. заведовал лабораторией геоботаники, а с 1944 по 1949 г. был сначала директором Биологического института, затем, с 1952 по 1970 г., заместителем директора по научной части; в 1965 г. И. В. был избран действительным членом Академии наук Киргизской ССР.

И. В. собрал огромнейший материал по растительности интереснейшей и малоисследованной Тянь-Шане-Алайской горной системы. Это позволило сделать теоретические обобщения по классификации растительности, ее генезису и закономерностям поясного распределения.

В 1952 г. И. В. Выходцев защитил докторскую диссертацию на тему «Растительность пастбищ и сенокосов Киргизской ССР».

Проведенный И. В. флористический анализ позволил установить высокий процент среднеазиатских и, более того, собственно тяньшаньских эндемиков не только видового, но и родового ранга. Подсчеты показали, что флора Тянь-Шане-Алайского горного сооружения представлена 114 семействами, 967 родами, из которых 73 (7.5%) определенно эндемичны. Здесь насчитывается 6525 видов высших растений, из них 3370 видов, или 51.6%, эндемичны.

И. В. объединил жизненные формы эфемеров и эфемероидов, назвав их термином «эфемериды» (растения с укороченным периодом вегетации, приуроченным к весеннему максимуму осадков). На территории Тянь-Шаня и Алая насчитывается 646 (9.9%) видов эфемеридов, из них 238 (35.2%) являются прогрессивными эндемиками.

И. В. высказал идею «планетарного развития степной растительности». К степям он относит степи-саванны, прерии, пампы и т. д. Для Тянь-Шане-Алайского горного сооружения И. В. выделяет северные и южные варианты степей. Вместе с тем он считал возможным отнести такие геоботанические образования, как чийники, к самостоятельному типу растительности. Тем самым он сделал реальную попытку подвести генетическую основу при построении естественной классификации растительности.

В своих теоретических построениях И. В. опирался не только на данные флористики, но также и на материалы, полученные геологией и другими науками. Так, он впервые (1932—1933 гг.) ввел в литературу понятие и термин делювиальные солончаки, формировавшиеся на делювиальных отложениях пестроцветных свит.

Под руководством И. В. ботаники Киргизии нашли эффективные приемы создания в высокогорьях, в районе зимних пастбищ, поливных и сеяных сенокосов и тем самым в научном аспекте разрешили проблему укрепления кормовой базы; были предложены приемы облесения предгорий на севере и юге Киргизии; выявлены возможности применения гербицидов в борьбе с сорной и ядовитой растительностью на пастбищах; проведены исследования и опытно-производственное испытание гуминовых, минеральных удобрений и их смесей на альпийских и субальпийских лугах; в широком масштабе проведено видо- и сортоиспытание сельскохозяйственных культур в пустынях Прибалхашья; доказана перспективность террасирования склонов предгорий с последующим залужением террас.

И. В. совершил около 50 экспедиционных выездов по республике; кроме опубликованных печатных работ, составил 20 региональных карт растительности и отчетов. Большой заслугой И. В. являлась подготовка научных кадров ботаников в республике.

Многолетний плодотворный труд и общественная деятельность И. В. Выходцева отмечены высокими наградами. Он был награжден двумя орденами «Знак Почета», орденом Трудового Красного Знамени, медалями и почетными грамотами. Ему присвоено звание заслуженного деятеля науки Киргизской ССР.

И. В. активно участвовал в работе научных обществ. Он являлся членом Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира СССР» (Ленинград), членом Совета Всесоюзного ботанического общества (Ленинград), председателем Киргизского отделения Всесоюзного ботанического общества, заместителем председателя Киргизского отделения Всесоюзного географического общества.

В жизни И. В. был очень интересным собеседником и добрым товарищем, он охотно делился своими мыслями и идеями. Увлекался живописью и музыкой, был истинным поклонником красоты в природе и искусстве.

Честность, принципиальность, большая эрудиция снискали И. В. Выходцеву заслуженное уважение научных сотрудников, профессорско-преподавательского состава и общественности республики.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. В. ВЫХОДЦЕВА

1928. Заготовляйте корма на зиму. «Дехканин», 2, Фрунзе, 30—33.

1929. Боритесь за чистоту своих полей и повышение урожая. «Дехканин», 5—6, Фрунзе, 21—24.

1930. Растительность перелогов и целинных степей Кочкорской долины и ее изменения при орошении. Тр. Кирг. н.-и. инст. краеведения, 1, 5, 62; резюме на немецк. яз.

1933. Богарные земли Киргизстана, под ред. И. Г. Полкошникова. Киргосиздат, Фрунзе, 71.

1934. Богарные земли и их использование. В кн.: Киргизия. Тр. первой конф. по изучению производительных сил Киргизской АССР, Л., 281—297.

Главнейшие дикорастущие кормовые и вредные в кормах растения Киргизской АССР, под ред. С. Тасбулатова. Киргосиздат, Фрунзе, 107, 7 рис. библ. 37 назв.

Инвентаризация естественных кормовых угодий Киргизии. В кн.: Киргизия. Тр. первой конф. по изучению производительных сил Киргизской АССР, Л., 277—280.

Кормовой вопрос в Киргизии и пути его разрешения. САОГИЗ. М.—Ташкент, 20.

1936. Естественные луга и пастбища Киргизии. В кн.: Проблемы Киргизской АССР. Тр. II конф. по освоению природных ресурсов Киргизской АССР (8—12 февраля 1935 г.), 2, М.—Л., 109—126.

К организации искусственных и улучшению естественных сенокосов и пастбищ в Киргизской АССР (Тянь-Шань и Памиро-Алай). Тр. Кирг. н.-и. инст. животноводства, 2, 85—133, библ. 9 назв.

Поливные и богарные земли Киргизии. В кн.: Проблемы Киргизской АССР. Тр. II конф. по освоению природных ресурсов Киргизской АССР (8—12 февраля 1935 г.), 2, М.—Л., 49—62.

Улучшение сенокосов и пастбищ Киргизии, Киргосиздат, Фрунзе, 48.

1937. Инструкция по сеноуборке в Киргизской ССР. Киргосиздат, Фрунзе, 24.

То же на киргизском языке. Кыргызстанда чөп чап-ыйноо боюнча инструкция Кыргызмамбас, Фрунзе, 24.

Переднеазиатские пырейные степи с преобладанием *Agropyrum trihophorum* в Тянь-Шане и Памиро-Алае. Тр. Кирг. н.-и. инст. животноводства, 3, 130—176, библ. 18 назв.

1939. Краткая инструкция по сбору семян дикорастущих кормовых трав в Киргизии, Фрунзе, 18. (Совместно с Г. Д. Матушкиным).

То же на киргизском языке. Кыргызстанда өсүүчү жапайы тоют чөптөрдүн уруктарын жыйноо боюнча инструкция. Фрунзе, 20 (Г. Д. Матушкин менен биргелешип).

1940. Беде кыргызстандын аз суулу кургак талаалуу райондорунда. Агроном В. Н. Дмитриевдин тажрийбасы. Илимдин жана мал чарбачылыгынын алдынкыларынын тажрийбасы, 26, Фрунзе, 4. Люцерна в маловодных сухостепных районах Киргизии. Опыт работы агронома В. Н. Дмитриева.

Ботаникогеографическое и генетическое изучение растительности Тянь-Шаня и Алая в границе Киргизии. В кн.: Киргизский н.-и. инст. животноводства. 1931—1939. Итоги работ за 9 лет, Фрунзе, 127—128.

Интродукция наиболее ценных и перспективных дикорастущих кормовых трав (Киргизии). В кн.: Киргизский н.-и. инст. животноводства, 1931—1939. Итоги работы за 9 лет, Фрунзе, 124—125. (Совместно с Н. В. Колушевой и Г. Д. Матушкиным).

Лугопастбищное хозяйство Киргизии и его правильное использование. Н.-и. инст. животноводства, 40. Киргосиздат, Фрунзе, 12.

Люцерна в маловодных сухостепных районах Киргизии. Опыт работы агронома В. Н. Дмитриева. Опыт науки и передовиков животноводства, 27, Фрунзе, 4.

Поверхностное улучшение естественных пастбищ. В кн.: Киргизский н.-и. инст. животноводства, 1931—1939. Итоги работ за 9 лет, Фрунзе, 125. (Совместно с Г. Д. Матушкиным).

Создание сеяных сенокосов и пастбищ на различных типах активных и потенциальных кормовых угодий. В кн.: Киргизский н.-и. инст. животноводства. 1931—1939. Итоги работ за 9 лет, Фрунзе, 125—127. (Совместно с А. Н. Гусаровой, Г. Д. Матушкиным и А. В. Поляковой).

Территориальные геоботанические обследования, учет, инвентаризация и картирование естественных пастбищ и сенокосов (Киргизии). В кн.: Киргизский н.-и. инст. животноводства, 1931—1939. Итоги работ за 9 лет, Фрунзе, 115—118.

1941. Инструкция по сеноуборке в Киргизской ССР. Киргизгосиздат, Фрунзе, 17. (Совместно с И. В. Ляшенко).

1944. Семеноводство кормовых трав и создание искусственных сенокосов в колхозах Киргизии. В кн.: Научный отчет о работе Киргизского научно-исследовательского института животноводства, М., 137—143.

1945. Биологический институт. (Краткий отчет о работе института за 1944 г.). Изв. Кирг. филиала АН СССР, 1, 127—129.

Геоботанические ландшафты Киргизии. Изв. Кирг. филиала АН СССР, 2—3, 31—47. Резюме на кирг. яз.

.овые инсектицидные растения дикорастущей флоры Киргизии. В кн.: Председа-
Президиума Киргизского филиала Академии наук СССР академику К. И. Скря-
в день 40-летия его научной, педагогической и общественной деятельности,
зе, 15—17. (Совместно с Е. В. Никитиной).
усские исследователи на территории Киргизии. (География, почвоведение, бота-
и зоология). Изв. Кирг. филиала АН СССР, 2—3, 75—81.

946. Ботаническая наука в Киргизии. В кн.: Наука в Киргизии за 20 лет. 1926—
Фрунзе, 36—56.
,икорастущие лекарственные растения Киргизии. Фрунзе, Изд. Кирг. филиала
:СР, Фрунзе, 72, библ. 7 назв. (Совместно с Е. В. Никитиной).
пытные работы по кормовым культурам. В кн.: Наука в Киргизии за 20 лет. 1926—
Фрунзе, 116—129.

947. Дикорастущие витаминоносные растения Киргизии. Изд. Кирг. филиала
ССР, Фрунзе, 10. (Совместно с Е. В. Никитиной).
,икорастущие пищевые и пищевкусовые растения Киргизии. Изд. Кирг. филиала
ССР, Фрунзе, 26. (Совместно с Е. В. Никитиной).
:ормовая флора Киргизии. (Геоботанический и флорогенетический очерк). Ди-
тущие злаки Киргизии. Тр. Биол. инст. Кирг. филиала АН СССР, 1, 59—110.
[овые виды растительного сырья для парфюмерно-санитарной промышленности.
ю-попул. серия, 2. Изд. Кирг. филиала АН СССР, Фрунзе, 13.
[овые дикорастущие лекарственные растения Киргизии. Научно-попул. серия, 6.
Кирг. филиала АН СССР, Фрунзе, 8.
'б использовании некоторых эфирных масел в микроскопии. Изв. Кирг. филиала
ССР, 4—5. 55—57. (Совместно с В. И. Кеворковой, Ф. К. Сухенко и В. В. Деми-
).
[устыни Киргизстана. Тр. Биол. инст. Кирг. филиала АН СССР, 2, 70—94, библ.
газв.
)ормация с *Hordeum bulbosum* L. в Тянь-Шане и Алае. Изв. Кирг. филиала
:ССР, 4—5, 41—47, библ. 20 назв.
фемерово-эфемероидная растительность Киргизстана. Изв. Кирг. филиала
:ССР, 6, 53—60.
фирные масла в лабораторной микроскопической практике. Научно-попул. серия.
. к изд. Тр. биол. инст., 5, Изд. Кирг. филиала АН СССР, Фрунзе, 7. (Совместно
К. Сухенко).

948. О паспортизации пастбищ и сенокосов в Киргизии. Изв. Кирг. филиала
:ССР, 1 (8), 21—26.

950. Скрябин К. И. в естествознании. Изд. Кирг. филиала АН СССР, 1—9, 21—27.
[довитые и вредные растения пастбищ и сенокосов Киргизии, под ред. В. Н. Ко-
а. Изд. Кирг. филиала АН СССР, Фрунзе, 100, библ. 16 назв. (Совместно с Е. В. Ни-
юй).

951. Кормовая база Киргизской ССР и пути ее развития. Тр. Биол. инст. Кирг.
ала АН СССР, 4, 5—20.

952. Растительность пастбищ и сенокосов Киргизской ССР и ее кормовое значение.
еферат докт. диссерт. Л., 52.
953. Киргизская Советская Социалистическая Республика (Киргизия). Расти-
ость. В кн.: Большая Советская Энциклопедия, Изд. 2-е, 21, М., 74.

954. Горное и высокогорное травосеяние в Киргизии. Серия попул. брошюр
ощь работ. сельск. хоз. Изд. Кирг. филиала АН СССР, Фрунзе, 40.
{ освоению высокогорных кормовых угодий Киргизской ССР. Тр. Инст. бота-
и растениеводства Кирг. филиала АН СССР, 1 (5), 3—10.
Iастбища и сенокосы Киргизии, организация их правильного использования и
пения. В кн.: Материалы межфилиальского совещания при Киргизском филиале
:ССР по проблеме: «Создание прочной кормовой базы для животноводства» (4—
та 1953 г.), Фрунзе, 53—61.
Iроблема освоения высокогорных кормовых угодий Киргизии. В кн.: Материалы
илиальского совещания при Киргизском филиале АН СССР по проблеме: «Созда-
рочной кормовой базы для животноводства» (4—9 марта 1953 г.), Фрунзе, 139—141.
'еоботаническая карта СССР под руковод. и ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы.
зсьми листах. М.—Л., Изд. АН СССР (подписана к печати 8 III 1955). (Участие
гавлении).

955. Растительность Киргизской ССР и ее генезис. В кн.: Первая научная сессия
эмии наук Киргизской ССР, Фрунзе, 87—102. Растительность Киргизской ССР
использование. Изд. АН Кирг. ССР, Фрунзе, 34, 48 рис. (Совместно
В. Никитиной).

956. Вертикальная поясность растительности Киргизии (Тянь-Шань и Алай).
Iзд. АН СССР, 84, библ. 20 назв.
'астительность пастбищ и сенокосов Киргизской ССР. Фрунзе, VI, 339, 7 карт.,
84 назв.

Рекомендации по высокогорному травосеянию и орошению пастбищ в Тянь-Шаньской, Иссык-Кульской областях и на Сусамыре. Фрунзе, 11. (Совместно с А. Н. Гусаровой, Л. И. Поповой, Р. Н. Ионовым и В. Я. Бакало).

Карта растительности Средней Азии м : 1 000 000, под общей ред. Е. М. Лавренко, отв. ред. Л. Е. Родин. М.—Л., Изд. АН СССР. (Совместно с Е. П. Коровиным, В. А. Никитиным, П. Н. Овчинниковым, М. П. Петровым, Л. Е. Родиным, Н. И. Рубцовым, К. В. Станюковичем и др.). (Рецензия: Дохман Г. И. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биолог., LXV, 1 : 151—153).

1958. Из истории формирования орехоплодовых лесов Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Материалы совещания по проблеме «Восстановление и развитие орехоплодовых лесов Южной Киргизии» (Джалал-Абад, 5—10 сентября 1955 г.), Фрунзе, 173—215, библ. 50 назв.

Кодоноцефалюм (сарындыз) и его лечебное применение. В кн: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР, М.—Л., 365—367.

Природные богатства Киргизии. Бюлл. Гос. науч. техн. комитета Совета Министров Кирг. ССР, 3, 3—8.

Растительность Киргизской ССР. В кн.: Юбилейная научная сессия Отделения биологических наук Академии наук Киргизской ССР, Фрунзе, 3—14, библ. 13 назв.

1959. П. П. Семенов-Тянь-Шанский как ботанико-географ. Изв. Кирг. филиала геогр. общ. СССР, 1, 43—54. Резюме на кирг. яз.

1960. Охрана лесов Киргизии, борьба за восстановление и развитие леса. Выступление. В кн.: Материалы совещания по проблеме восстановления и развития еловых лесов Киргизии. Пржевальск, 20—24 августа 1959 г., Фрунзе, 137—139.

1961. Геоботаническое районирование Киргизии. Изв. Кирг. филиала Всес. геогр. общ. СССР, 3. Материалы научной конференции по природному и экономическому районированию Киргизской ССР, 183—187. Резюме на кирг. яз.

Опыт стационарных исследований в Киргизии. В кн.: Материалы казахстанской конференции по проблеме: «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». (Вторая сессия научного совета по проблеме биокомплексов, Алма-Ата, 25—30 марта 1960 г.), М.—Л., 214—217.

1962. Растительность Киргизии. В кн.: Природа Киргизии, Фрунзе, 175—200.

1964. Интенсификация пастбищного хозяйства Киргизской ССР. В кн: Вопросы интенсификации сельского хозяйства Киргизии, Фрунзе, 24—44.

Разумно использовать растительные богатства страны. В кн: Любите, охраняйте природу Киргизии. Фрунзе, 14—19.

1966. Геоботаническое районирование Киргизии. В кн: Геоботанические исследования в Киргизии. Фрунзе, 3—31.

Из истории ботаникогеографического изучения территории Киргизской ССР. В кн.: Вопросы географии Киргизии. Тез. докл. научной конференции, посвященной 40-летию образования Киргизской ССР и Компартии Киргизии, Фрунзе, 7—10.

Итоги ботанических исследований в Киргизии. В кн.: Объединенная научная сессия, посвященная 40-летию Киргизской ССР и Коммунистической партии Киргизии. Тез. докл., Фрунзе, 223—225.

К вопросу классификации растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Пробл. бот., т. 8. Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.—Л., 139—154.

1967. Опыт классификации растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе, 14—25.

Пути развития растительного мира Тянь-Шане-Алайского горного сооружения. В кн.: Юбилейная научная сессия, посвященная 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Тез. докл., Фрунзе, 137—148.

Развитие ботанических исследований и формирование ботанических кадров в Киргизии. В кн.: Вопросы истории естествознания и техники в Киргизии. Материалы докладов, представленных на I Среднеазиатскую научную конференцию историков естествознания и техники. Тез. докл., Фрунзе, 6—8.

Выходцев И. В. и Е. В. Никитина. О некоторых результатах изучения растительных ресурсов Киргизии. В кн.: Растительные ресурсы, 3, 3, 404—407.

1968. Константин Иванович Скрябин — классик биологической науки. Изв. АН Кирг. ССР, 6, 92—93.

Развитие ботанической науки и формирование ботанических кадров в Киргизской ССР. Бот. ж., 53, 2, Л., 274—282.

1970. Являются ли плодовые леса Южной Киргизии реликтовыми от третичных времен. В кн:. Материалы совещания по развитию ореховодства. 23—28 сентября 1968 г., Фрунзе, 71—92.

Справочник по урожайности пастбищ и сенокосов Киргизской ССР. Изд. «ИЛИМ» Фрунзе, 141.

РУКОПИСНОЕ НАСЛЕДИЕ И. В. ВЫХОДЦЕВА

И. В. подготовил к изданию трехтомную монографию «Растительность Тянь-Шане-Алайского горного сооружения и ее история».

После его смерти остались рукописи:

1) Тянь-Шане-Алайское горное сооружение со следующими разделами: характеристика Аридной области старого света, состав флоры сооружения, анализ современной флоры.

2) История растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения в плейстоцене и голоцене.

3) Растительность в четвертичном периоде.

4) Эфемеризация — процесс приспособления (адаптации) растений к среде (на объектах Тянь-Шане-Алайского горного сооружения).

5) «Ганионы» Древнего Средиземья, фриганоиды.

6) Полупустыни и пустыни Тянь-Шане-Алайского горного сооружения.

7) Чий или чийники и некоторые другие образования (распространение, состав, происхождение, история). Алтыганы.

8) Ботаникогеографическая ситуация Ферганского бассейна реки Сырдарьи.

9) Северные макросклоны Алайского и Туркестанского хребтов (южный борт депрессии).

Кроме того, отдельные фрагменты по родам: *Acantholimon*, *Hedysarum*, *Astragalus* (вопросы происхождения и участия во флоре и растительности Тянь-Шане-Алайского горного сооружения).

В. С. Шарашова, Л. И. Попова
и Л. П. Лебедева.

Институт биологии
Академии наук Киргизской ССР,
Фрунзе.

(Получено 19 VII 1971).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 006.3 : [57+.004.44]581.526.427

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ДИКОРАСТУЩИХ КУСТАРНИКОВ (Логан, США, 12—17 июля 1971 г.)

M. P. PETROV. THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE STUDY OF BIOLOGY AND UTILIZATION OF WILD-GROWING BUSHES. 1971

С 12 по 17 июля 1971 г. в г. Логане, штат Юта, США, состоялся Международный симпозиум по изучению биологии дикорастущих кустарников и их использованию. Он был организован Государственным университетом штата Юта (Экологический центр и Сельскохозяйственная опытная станция) при участии Лесной службы США и Бюро по рациональному использованию земель. Это определило направленность работы симпозиума — изучение кустарников с целью использования их главным образом в качестве кормовых растений.

На симпозиуме было заслушано около 50 докладов, которые распределились по следующим проблемам. I. Распространение кустарников по континентам, их использование в настоящее время и дальнейшие перспективы; II. Использование кустарников в настоящее время и в будущем; III. Генетика кустарников; IV. Синэкология кустарников; V. Физиология кустарников; VI. Питательная ценность кустарников; VII. Семенная репродукция и разведение кустарников; VIII. Перспективы использования кустарников в аридных странах.

Таким образом, подход к проблеме изучения и использования кустарников был достаточно широким.

Общее число участников симпозиума — 190 человек.

Большая часть докладов, около 2/3, была сделана американскими учеными, представителями научно-исследовательских и производственных организаций 15 аридных штатов США — Юта, Колорадо, Калифорния, Небраска, Аризона, Техас, Невада и др. Остальные доклады представлены учеными следующих стран: СССР (1), Мексика (3), Австралия (4), Италия (1), Израиль (3), Аргентина (1). Все доклады были заслушаны на пленарных заседаниях. Мною на симпозиуме был сделан доклад «Кустарники аридной области Азии, их география, экология и использование».

Главной тематикой симпозиума были вопросы более широкого использования кустарников для кормовых целей, как пастбищных и сенокосных растений, с целью повышения производительности кормовых угодий. Этой проблеме было посвящено больше всего докладов.

Вопросы использования кустарников для других целей, как сырья для лекарственной, дубильной, красильной, парфюмерной и других отраслей промышленности освещались на симпозиуме значительно слабее.[1]

Перехожу к краткой оценке заслушанных докладов.[2]

Проблема 1. Распространение кустарников по континентам, их использование в настоящее время и дальнейшие перспективы

1. Индийский субконтинент. Х. Дакшини (Dr. K. Dakshini), Индия; 2. Австралия. М. Эверист (Dr. M. Everist), Австралия; 3. Африка, особенно район Средиземья. Г. Ле-Гуру (Dr. H. Le Houren), ФАО, Италия; 4. Азия. Проф. М. П. Петров, СССР; 5. Южная Америка. А. Сориано (Dr. A. Soriano), Аргентина; 6. Северная Америка. В. Мак Гиннис (Dr. W. McGinnies), Аризона.

Обзор докладов по этой проблеме показывает, что флора всех континентов достаточно богата кустарниковой растительностью. Она с давних пор используется человеком для самых различных целей (как кормовые, лекарственные, дубильные, красильные растения и пр.). Все докладчики отмечали, что степень изученности кустарников (география, экология, хозяйственная оценка, приемы культуры) далеко не достаточна и этой работе следует уделять больше внимания.

---

[1] Представление о кустарниках как жизненной форме в докладах было не всегда определенным, к ним относились как полукустарники, полыни Средиземья, так и крупные кустарники и низкорослые деревья (саксаулы, акации, прозописы и т. п.).

[2] Труды симпозиума опубликованы в виде сборника: Wildland shrubs — their biology and utilization. USDA Forest Service General Technical Report INT—1, 1972. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, Utah. 494 стр.

Проблема II. Использование кустарников в настоящее время и в будущем

1. Стравливание и растительный покров. В. Робинетт (Dr. W. Robinnette), Колорадо; 2. Недостаточное планирование в использовании кустарников. Н. Старк (Dr. N. Strak), Невада; 3. Почвенный покров и его сохранение. В. Ван-Дерзаль (Dr. W. Van-Dersal), Вашингтон; 4. Кормовые кустарники для животноводства. Л. Мартинец (Dr. L. Martinez), Мексика; 5. Кустарники как топливо. Н. Норд (Dr. E. Nord), Калифорния; 6. Лекарственная ценность кустарников. А. К. Рохмаль (Dr. A. Krochmal), Кентукки; 7. Кустарники как растительное сырье. К. Джонс (Dr. Q. Jones), Мэрилэнд.

Анализ докладов по второй проблеме позволяет составить достаточно полное представление о степени освоения кустарниковой растительности в настоящее время и в ближайшем будущем. Они используются главным образом как пастбищные растения. Некоторые из них введены в культуру для повышения производительности пастбищ и для закрепления эродируемых почв и подвижных песков. Местные жители всех континентов также широко используют кустарники в качестве топлива. Однако освоение кустарников для промышленных нужд (лекарственные, дубильные, красильные и пр.) в настоящее время имеет незначительные масштабы.

Более широкому использованию диких кустарников для промышленного производства во всех странах в последние годы препятствуют достижения научно-технического прогресса. Успехи химии полимеров и органической химии позволяют получать аналоги полезных веществ растительного происхождения по очень низким ценам. Так, например, в последние десятилетия синтезирован ряд красильных, дубильных и лекарственных веществ. В результате этого использование сырья дикорастущих кустарников в ряде стран в промышленности сокращается, они остаются достоянием лишь местного населения.

Проблема III. Генетика кустарников

1. Эволюция и разнообразие кустарников аридных стран. Дж. Стеббинс (Dr. G. Stebbins), Калифорния; 2. Селекция кустарников. А. Плюммер (A. P. Plummer), Юта; 3. Приспособление и изменчивость кустарников. К. Мак Миллан (Dr. C. McMillin), Техас; 4. Цитология и цитогенетика кустарников. О. Сольбрич (Dr. O. Solbrig), Массачусетс; 5. Генетика культурных растений и возможность использования ее для кустарников. Г. Штутц (Dr. H. Stutz), Юта; 6. Происхождение и изменчивость декоративных кустарников. В. Стоутмейер (Dr. V. Stoutmeyer), Калифорния.

Доклады по этой проблеме вызвали большой интерес, так как генетические исследования кустарниковой растительности еще только начинаются.

Изучение внутривидового разнообразия некоторых видов кустарников показало, что в пределах того или иного ботанического вида при введении его в культуру выявляется значительное количество разновидностей, экологических форм и рас, которые значительно различаются по продуктивности. Задачей ботаников является выявление таких форм. Оно может быть осуществлено не только путем простого отбора, но также и на основе генетических исследований.

Одно из заседаний симпозиума было посвящено синэкологии кустарниковой растительности, в частности реакции ее на выпас, выжигание, пастьбу, климатические условия, почву и рельеф.

Проблема IV. Синэкология кустарников

1. Кустарники солончаковых пустынь как пастбища. С. Хатчингс и Р. Хольмгрем (Dr. S. Hutchings u. Dr. R. Holmgrem), Юта; 2. Специальный подход к изучению конкуренции и смен в кустарниковых сообществах. Н. Вест (Dr. N. West), Юта; П. Тюллер (Dr. P. Tueller), Рено; 3. Перспективы изучения среды обитания кустарников. Д. Андерсен (Dr. D. Anderson), Австралия; 4. Роль кустарников в цикле питания. Дж. Чарлей (Dr. J. Charley), Австралия; 5. Отбор кустарников разными видами животных. Л. Меррилл (Dr. L. Merrill), Техас; 6. Кустарники как топливо. Г. Райт (Dr. H. Wright), Техас; 7. Болезни и вредители кустарников на пастбищах. М. Фарнисс (Dr. M. Furniss), Идахо, Р. Кребел (Dr. R. Krebel), Юта.

Содержание докладов по этому разделу работы симпозиума не дало ничего особенно нового. В своих заключениях докладчики отмечали необходимость дальнейших исследований кустарниковой растительности в этом плане.

Проблема V. Физиология кустарников

1. Физиология водного режима. Т. Козловский (Prof. T. Kozlowski), Висконсин; 2. Морфологическая и физиологическая пластичность в отношении к засухоустойчивости. Г. Оршан (Dr. G. Orshan), Израиль; 3. Физиология солевого режима. Дж. Гудин (Dr. J. Goodin), Техас; 4. Газообмен кустарников. М. Колдуэлл (Dr. M. Caldwell), Юта; 5. Запасы углекислоты и их использование. К. Гаррисон (Dr. C. Garrison), Орегон; 6. Активность почек при отрастании. А. Берг (Dr. A. Berg), Калифорния.

Перечисленные выше доклады были сделаны в большей части широкоизвестными учеными и вызвали большой интерес. Было отмечено, что физиологическое и биохимическое изучение кустарниковой растительности ведется в слишком малых масштабах. Оно должно быть значительно расширено, тем более, что методика этих исследований разработана физиологами достаточно хорошо.

Проблема VI. Питательная ценность кустарников

1. Питательность кустарниковых кормов в аридных районах. Л. Гаррис (Dr. L. Harris), Юта; 2. Питательная ценность кустарников. Д. Дитц (Dr. D. Dietz), Южная Дакота; 3. Сравнительная оценка питательности трав и кустарников. К. Кук. (Dr. C. Cook), Колорадо; 4. Факторы, увеличивающие питательность кормов. Г. Шорт (Dr. H. Short) и Р. Блайр (Dr. R. Belair), Техас; 5. Возможности использования кустарников для выпаса коз. Д. Хусс (Dr. D. Huss), Мексика.

Доклады по оценке питательности кормовых кустарников были сделаны только американскими учеными. Они показали, что изучение кормовых растений в США ведется в очень широком плане с использованием новейших методов (электронно-вычислительные машины). В частности, в Департаменте животноводства университета штата Юта (г. Логан) имеется компьютер, обрабатывающий огромный анкетный материал, собираемый по особой форме. Специальная анкета, заполняемая для каждого вида кормового кустарника, содержит следующие сведения: география и экология вида, результаты опытов по переваримости, аналитические данные сухого вещества (общий химический анализ, органическое вещество, энергия, витаминность, минеральный состав, коэффициент переваримости). Затем эти данные переносятся на перфокарты, которые могут быть обработаны на компьютере в любом аспекте.

Проблема VII. Семенная репродукция и разведение кустарников

1. Семенная продуктивность кустарников. К. Робин (Dr. C. Robin), Калифорния; 2. Размножение кустарников в питомниках. Р. Лохмиллер (Dr. R. Lohmiller), Техас; 3. Восстановление кустарников на пастбищах северо-запада США. Д. Медин и Р. Фергюсон (Dr. D. Medin u. Dr. R. Ferguson), Идахо; 4. Использование механизмов для изменения условий роста сеянцев. К. Гербол (Dr. C. Herbel), Мексика; 5. Использование мульчи для укоренения кустарниковых видов маревых. Г. Спринфильд (Dr. H. Springfield), Новая Мексика; 6. Выращивание кустарников в условиях засоления. К. Малком (Dr. C. Malcom), Австралия; 9. Демонстрация нового метода посева кустарников. Я. Орев (Dr. Y. Orev) Израиль.

Хотя по указанной выше проблеме было зачитано 7 докладов, они далеко не отобразили той большой работы, которая ведется во многих странах мира, занимающихся выращиванием дикорастущих кустарников. Большая часть сообщений имела местное значение.

Проблема VIII. Перспективы использования кустарников в аридных странах

Заключительное заседание было посвящено рассмотрению перспектив использования кустарников засушливых областей некоторых континентов. Было заслушано 5 докладов.

1. Необходимость и возможность изучения кустарников в западных штатах США. Дж. Блайсделл (Dr. J. Blaisdell), Юта; 2. Роль кустарников и кустарниковых сообществ в аридных районах Средиземья в настоящее время и в будущем. Ц. Навех (Dr. Z. Naveh), Израиль; 3. Изменение травяно-кустарниковых группировок в аридных зонах для повышения продуктивности животноводства. М. Гонзалес (Dr. Th. M. Gonzales), Мексика; 4. Интеграция усилий по изучению кустарников. Т. Бокс и Д. Гудолл (Dr. Th. Box u. Dr. D. Goodall), Юта; 5. Некоторые подходы к использованию кустарников для человека. Т. Бокс (Dr. Th. Box), Юта.

В перечисленных докладах была отмечена важная роль кустарниковой растительности в общей биологической продуктивности аридных стран и, в частности, в пастбищном хозяйстве.

Кроме того, было обращено внимание на необходимость объединения усилий ученых всех стран для изучения биологии кустарниковой растительности с целью более широкого использования ее во всех отраслях хозяйства.

Во время симпозиума была проведена большая экскурсия по основным пастбищным районам штата Юта. Маршрут ее был таким: г. Логан—г. Прово (ночевка)—Сантакуин—Восточно-Тинтикские горы—Эурена—Тинтикская долина—Нифай—Эфраним—Прово—Логан.

По пути была осмотрена естественная растительность Восточно-Тинтикских гор (*Juniperus osteosperma*, *Artemisia tridentata*, *Purshia tridentata*, *Tetradynia canescens* и др. со злаками и разнотравьем.

Затем я ознакомился с коллекционным питомником Лесной службы Департамента земледелия (Forest Service Department of Agriculture), где ведется изучение экологии, а также внутривидовой дифференциации кормовых кустарников. Особое внимание уделяется изучению экотипов местной кустарниковой полыни (*Artemisia tridentata*),

кустарниковой лебеды (*Atriplex confertifolia*, *A. canescens* и др.) и хризотамнуса, а также выращивается несколько десятков видов местных и интродуцированных видов кустарников и полукустарников (*Amelanchier*, *Cianothus*, *Cercocarpus*, *Cowania*, *Ephedra*, *Eurotia*, *Fallugia*, *Paraphyllum*, *Potentilla*, *Prunus*, *Rhus*, *Ribes*, *Salvia*, *Shepherdia*, *Symphoricarpos* и др.); общее число изучаемых экотипов и подвидов приближается к 500.

Повышенный интерес к изучению кустарниковой растительности в США определяется главным образом необходимостью более широкого и рационального использования их в качестве кормовых растений.

Американские животноводы Дальнего Запада заинтересованы в дальнейшем расширении производства мяса путем увеличения поголовья крупного рогатого скота. Но этот рост лимитируется емкостью имеющихся в их распоряжении естественных пастбищ, возникла необходимость увеличения их урожайности. Разрешение этой проблемы американские ученые видят в обогащении пастбищ кормовыми кустарниками. С этой целью они уже начали в широком плане интродукцию кормовых кустарников из засушливых областей земного шара.

Американские ученые-специалисты по пастбищным растениям уже давно занимаются изучением и введением в культуру некоторых кормовых растений из засушливых областей СССР и добились серьезных успехов. В результате этих работ они уже внедрили на своих пастбищах такие кормовые растения, полученные из СССР, как пырей гребенчатый и пустынный *Agropurum cristatum*, *A. desertorum*, костер *Bromus inermis*, вейник *Calamagrostis epigeios*, ежа сборная *Dactylis glomerata*.

Из кустарников успешно внедряются колютея *Colutea arborescens*, желтая акация *Caragana arborescens* и лох *Elaeagnus angustifolia*.

В СССР также уделяется большое внимание обсужденным на симпозиуме вопросам. В частности, много делается для введения в культуру местных кормовых кустарников и полукустарников (полыни, прутняк, саксаулы, кандымы и др.) с целью повышения производительности пастбищных угодий.

Однако в аридных областях нашей страны слабо поставлена работа по интродукции кормовых кустарников и полукустарников из аридных районов других континентов — Австралии, Южной и Северной Америки, Центральной Азии, Северной Африки.

Необходимо этот пробел восполнить, организовав специальные отделы интродукции кормовых растений в ботанических институтах и стационарах академий наук республик Средней Азии, Казахстана, а также в Институте кормов ВАСХНИЛа. Усиление внимания к кустарникам, и полукустарникам, на мой взгляд, вполне обосновано. Эта жизненная форма более устойчива к неблагоприятным условиям среды, чем однолетние и многолетние травы и на кустарниковых пастбищах урожайность кормов не подвержена сильным колебаниям.

Оценивая в целом итоги работы симпозиума, следует отметить большую важность и своевременность обсуждения проблемы изучения биологии кустарниковой растительности в связи с ее более рациональным использованием. Совершенно очевидна необходимость значительного усиления этих исследований в следующих аспектах: 1) инвентаризация кустарников, перечень видов, систематическое положение, экологические особенности; 2) географическое распространение кустарников — составление арелов отдельных видов и карт кустарниковых растительных группировок; 3) учет продуктивности кустарников, как растений в целом, так и по отдельным органам, содержащим те или иные полезные вещества; 4) оценка полезных веществ, содержащихся в кустарниках — химический состав, назначение, использование; 5) составление сводных работ о полезных кустарниках по отдельным районам и странам, а также специализированных монографий, по отраслевым группам; 6) разработка приемов культуры наиболее ценных кустарников.

На заключительном заседании была принята резолюция, в которой отмечена необходимость: 1) совершенствования связей между учеными путем издания трудов симпозиума и постоянного печатного органа; 2) организация комитета по координации исследований в международном масштабе; 3) расширение работ по учету и изучению кустарниковой растительности земного шара; 4) усиление исследований, необходимых для увеличения продуктивности кустарников; 5) установление программы обмена информацией — выезды ученых, обмен семенами, оборудованием и пр.

Намечено также созвать следующий симпозиум по изучению и использованию кустарников в течение ближайших трех-пяти лет для учета прогресса работ в этой области.

Привезенные мною научные материалы (тезисы докладов, брошюры) переданы в библиотеку Ботанического института Академии наук СССР в Ленинграде; они подлежат дальнейшему изучению.

Важным разделом работы симпозиума являлись личные контакты с учеными США и других стран, в результате которых осуществлялся обмен научной литературой и достигнута договоренность об обмене семенным материалом.

Следует отметить очень доброжелательное отношение ко мне и большой интерес к состоянию научной работы в СССР по обсуждаемой проблеме как со стороны американских ученых, так и ученых других стран, принимавших участие в работе симпозиума.

М. П. Петров

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 30 XI 1971).

УДК 006.3 : [582.26+631.175 : 551.4118]

И. А. Киселев

ОБЗОР ДОКЛАДОВ ПО ВОДОРОСЛЯМ И ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ НА 17-м МЕЖДУНАРОДНОМ КОНГРЕССЕ ЛИМНОЛОГОВ (ИЗРАИЛЬ, 1968) [1]

I. A. KISSELEV. A REVIEW OF REPORTS ON ALGAE AND PRIMARY PRODUCTION AT THE 17TH INTERNATIONAL CONGRESS OF LIMNOLOGISTS (ISRAEL, 1968)

Конгресс происходил с 12 по 28 августа 1968 г. в Израиле. Участвовало в Конгрессе около 400 делегатов и гостей из 34 стран; делегация Советского Союза не была представлена. Материалы Конгресса опубликованы на английском, немецком и французском языках в двух томах трудов Конгресса (стр. 1—1172), вышедших в свет в 1969 г. и содержащих 133 статьи и абстракты (Verhandlungen internat. Verein. Limnol., XVII, 1969).

На первом пленарном заседании 12 VIII было зачитано письмо не приехавшего на Конгресс президента Объединения Хатчинсона, в котором он сообщает о смерти ряда членов Объединения за период, прошедший со времени предыдущего 16-го Конгресса (1965 г.; Tonolli, Einsele Huber-Pestalozzi, Hustedt, Родина и еще 15 человек). Память их была почтена вставанием. Здесь же Родэ, взявший на себя обязанности председателя, вручил медаль Наумана жене покойного Тонолли, присужденную ему за классические исследования тонкой структуры популяций зоопланктона и за его деятельность в Итальянском институте гидробиологии в Палланце. Было также зачитано сообщение проф. Липпольта о работе Общества по исследованию Дуная.

С 12 VIII до 2-го пленарного заседания (19 VIII) проходили симпозиумы, заседания секций, чтение памяти Балди (Baldi) с докладом Яннаша (Jannasch, США) «Современные концепции водной микробиологии», были организованы концерты, поездки по стране и т. д.

На 2-м пленарном заседании были намечены даты следующих конгрессов: 1971 г. — в СССР, 1974 — в Африке, 1977 — в Румынии. Были произведены выборы президента Объединения (избран Rodhe), вице-президентов (Macan, Ohle), генерального секретаря, почетных вице-президентов (Жадин и др.), членов различных комитетов, представителей от разных наций (от СССР — Жадин). Был зачитан доклад Родэ «Лимнология, социальное благосостояние и озеро Тивериадское», проводились заседания с докладами, знакомство с учреждениями. 28 VIII состоялось заключительное заседание.

В «Трудах» Конгресса все 133 доклада и абстракты распределены по следующим разделам: 1) Продуктивность озер — 4 (2),[2] 2) Озера — 38 (4), 3) Соленые и солоноватые внутренние водоемы — 6 (0), 4) Методы — 9 (2), 5) Прикладная лимнология — 6 (2), 6) Рыбоводные пруды — 6 (1), 7) Рыба и рыбное хозяйство — 15 (0), 8) Экология пресноводных организмов — 32 (11), 9) Специальные темы — 3 (0), 10) Сообщения, полученные позднее и не вошедшие в вышеназванные разделы — 14 (5).

Весьма интересное и обстоятельное исследование первичной продуктивности провели радиоизотопным методом C^{14} Гольдман и Армстронг (Goldman a. Armstrong, США) в озере Тахо (Калифорния). Если в годы 1959 и 1960 средняя первичная продуктивность для всего озера составляла 107.5 мгС/м² в сутки, то в 1967—1968 гг. она была равна 162.3 мгС/м² в сутки, т. е. имело место повышение евтрофности озера. Кроме того, в течение 7 последних лет (1962—1968) наблюдалось увеличение в озере содержания азота (N) и уменьшение количества фосфора (P), что, очевидно, было обусловлено речным стоком.

Для оценки относительного влияния притоков были отобраны 3 притока для ежемесячного их биоанализа. В качестве культуральной среды бралась вода из середины озера и к ней добавлялись 0.1, 1.0 и 10% воды из каждого притока. Их вода различна по содержанию нитратов и фосфатов, причем в двух притоках содержание N было в несколько раз больше, чем в воде озера, 3-й же приток служил для контроля.

Результаты проведенных опытов показали неодинаковую степень стимуляции добавок речной воды в разные месяцы. Чтобы определить эффективность действия нитратов и фосфатов на фитоплактон озера, была поставлена серия опытов с добавками к озерной воде как одной какой-либо соли, так и комбинации их. Эффект добавок определялся с помощью C^{14}.

В зимние месяцы добавки N и P не оказывали стимулирующего действия, за исключением разве одного нитрата. Совсем иной была реакция фитопланктона среди весны. Тогда роль стимулятора переходила к фосфатам, а добавка одного нитрата или не влияла, или тормозила развитие. Такие же опыты ставились и летом.

---

[1] Доложено на заседании альгологической секции Всесоюзного ботанического общества 26 I 1971.

[2] В скобках — число докладов по водорослям и первичной продуктивности.

В результате опытов установлено, что озерный фитоплактон реагирует на добавки речной воды сильнее в конце весны и летом, нежели зимой.

Серия опытов скляночным методом была проведена для определения дисперсии питательных солей, вносимых рекой в озеро, и их влияния на первичную продукцию. Для этого пробы брались из реки и на 5 станциях по разрезу от устья в сторону открытого озера.

Определения в конце II (февраля) и в начале IV не обнаружили воздействия реки на озерную воду, что согласуется с результатами опытов, проведенных зимой и в начале весны, когда речная вода обладала слабым стимулирующим действием на фотосинтез в озере. Зато в конце IV и особенно в конце V опыты на разрезах указали на стимулирующее влияние речной воды на озерную воду, примыкающую к устью притока.

В докладе Джексона (Jackson, США) характеризуется первичная продуктивность соленого, сильно загрязненного бытовыми и промышленными стоками озера Онондага в штате Нью-Йорк. В пробах воды определялись скорости фотосинтеза и респирации, измерялись плотность и биомасса водорослей. Одновременно определялись химизм (N, P, хлориды и др.) и t° воды. Скорость фотосинтеза с V по VIII была больше на южной станции, а в IX—X, наоборот, была выше на северном пункте. Средняя скорость респирации составляла около 40% от средней скорости фотосинтеза.

Плотность водорослей раза в 1.5 была больше на южном, чем на северном пункте (96.3 млн кл. против 61.5 млн кл. на 1 л), хотя и там и тут доминировали одни и те же виды. Биомасса водорослей на южном пункте максимальная (21.3 мг/л) в июле, минимальная (12.8 мг/л) — в VI, на северном пункте в те же месяцы соответственно 17.4 и 6.9 мг.

На северном пункте вегетировала *Enteromorpha*, обитающая вдоль берега, на южном — *Cladophora*. Наблюдалась значительная разница и в химизме воды: содержание N (нитратного и аммонийного) на южном пункте 4.16 мг/л, на северном — 0.52 мг/л; содержание фосфатов на южном пункте 28.7 мг/л, на северном 0.25 мг/л. Зато на севере обильно представлены хлориды Ca и Na и большое количество солей тяжелых металлов. По мнению докладчика, полученные данные в результате проведенных исследований первичной продуктивности в двух пунктах озера должны быть учтены при выборе места сооружения проектируемой новой очистной станции.

Ввиду того что в озерах и водохранилищах южной части провинции Саскачеван (Канада) в последние годы «цветение» воды синезелеными водорослями стало проблемой № 1, были предприняты Хэмером (Hammer, Канада) исследования ряда озер с целью установления связи цветений воды в этих озерах с различными физико-химическими и биотическими факторами среды, особенно с температурой и ортофосфатами. В докладе излагаются результаты обработки еженедельных или ежемесячных сборов фитопланктона, выполненных в период 1963—1967 гг., и определений температуры и ортофосфатов в 1963—1965 гг. на 5 озерах. Производился подсчет фитопланктона и определялся сухой вес органической массы. Установлено преобладание весной и осенью диатомовых, летом и в начале осени — синезеленых, главным образом *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Исследования показали, что большое количество в воде ортофосфатов стимулирует развитие *Microcystis* и *Aphanizomenon*, хотя содержание ортофосфатов свыше 9.1 мг/л оказывает тормозящее влияние; стимулирующее влияние на развитие *Aphanizomenon* оказывает также повышение температуры. Из других факторов несомненно играют роль средняя глубина озера и количество донного материала, поступающего в толщу воды при ветровом перемешивании.

В докладе Бисвеса (Biswas, Гана) обсуждаются результаты эпизодических исследований распределения температуры, растворенного кислорода и фитопланктона в р. Вольта и в пограничных частях огромного, вновь образованного (18 V 1964) на этой реке озера Вольта. Материалы собирались в 5 пунктах, расположенных в 3, 32, 80, 102 и 288 км к северу от плотины. Установлено большое влияние половодья и сухого пыльного ветра (гарматана), наблюдавшихся в IX 1966 и I и II 1967, в результате чего происходит подъем воды, падение t°, O_2 и уменьшение содержания фитопланктона. За этим следовало опускание теплой воды и фитопланктона почти до дна озера, что имело место в X 1966 и в III 1967. В итоге фитопланктон равномерно и обильно распределялся по всей толще, а озеро оказывалось слабо стратифицированным по вертикали. В остальные месяцы фитопланктон был более обильным в верхних слоях эпилимниона, чем в более глубоких, обнаруживая здесь резкую слоистость, так что озеро оказывалось сильно стратифицированным с дефицитом кислорода в гиполимнионе. Фитопланктон и его главные компоненты обнаруживали большой размах изменчивости от места к месту и по месяцам года. Синезеленые (*Anabaena aphanizomenoides*, *Microcystis flos-aquae*) доминировали в реке и в верхних бьефах озера, тогда как диатомовые (*Melosira granulata*, *Nitzschia acicularis*, *Synedra acus*) преобладали в более нижних.

Поллингер (Pollingher, Израиль) в докладе описывает изменения биомассы фитопланктона в озере Тивериадском (Палестина), расположенном в долине р. Иордан. Озеро теплое, с одним периодом зимней циркуляции. Исследования проводились в течение 4 лет (1964—1967 гг.), причем сезонные изменения биомассы фитопланктона изучались на одной станции (глубина 42.5 м).

В XII, I, II биомасса фитопланктона очень незначительна и равномерно распределяется по всей толще воды. Стратификация начинается в конце III, что отражается и на распределении фитопланктона, который в гиполимнионе почти нацело исчезает, особенно в период летней стагнации с VI по IX, сосредоточиваясь в слое 0—10 м. Первый максимум фитопланктона — в IV—V, второй, наибольший, в X—XI; причем весенний максимум образуют синезеленые (1964 г.), а в последующие годы — перидинеи. Осенний максимум образуют зеленые — *Cosmarium* и синезеленые водоросли.

В летние месяцы (VI—VIII) доминируют зеленые. Диатомовые наиболее обильны осенью и зимой, хотя их биомасса невелика, по-видимому, из-за высокой температуры воды в озере.

В общем, доминируют в озере перидинеи, вызвавшие цветение воды весной в 1965, 1966 и 1967 гг. Летом биомасса снижается, слегка повышаясь осенью при развитии зеленых. Величина биомассы фитопланктона в озере в периоды без цветения воды колебалась от 500 до 10 000 мг/м^3, однако в V и в IV 1967 биомасса была соответственно 145.400 и 126.700 мг/м^3. В 1964 г. биомасса фитопланктона была в 3.5 раза меньше, чем в последующие годы.

Интересные сведения об изменениях фотосинтеза в двух небольших мелководных озерах Антарктики — Альга и Скуа сообщает Голдмен с сотрудниками (Goldman и др., США). В обоих озерах на дне обильный перифитон, а в озере Скуа развивается богатый фитопланктон, состоящий из жгутиковых, *Ankistrodesmus* и *Chloridella* (?). Озера замерзают на 8—9 мес., таяние начинается в XI, а вскрытие в I. Фотосинтез протекает непрерывно в течение южного лета, но интенсивность его изменяется на протяжении суток более чем в 10 раз. Слабый фотосинтез среди дня и ночи и максимальный утром и после полудня при минимальной освещенности 0.3—0.5 кал./см^2 мин. Скорости фотосинтеза, измеренные 9—10 XII 1962, еще при ледовом покрове, были низкие. Через месяц, 9—10 I 1963, когда лед исчез, фотосинтез возрос в озере Альга в 10, а в озере Скуа в 100 раз. При последних измерениях фотосинтеза 17—18 II, когда озера снова покрылись льдом, а инсоляция значительно снизилась, фотосинтез не испытывал такого угнетения днем.

Высокие интенсивности фотосинтеза наблюдались при освещенности на поверхности, близкой к 0.8 кал./см^2/мин. Кроме света значительное влияние на фотосинтез оказывала также t°. Так, в озере Альга при угнетающей освещенности (1.0 кал./см^2/мин.) максимум фотосинтеза наблюдался при 7°; при t° выше и ниже фотосинтез был слабее. Летом прогрев в середине дня мог увеличить фотосинтез при более низкой освещенности и уменьшить его при более высокой (тормозящей) освещенности. Проведенные опыты убедительно показывают, что водоросли планктона в своих реакциях на свет и t° подобно одноводорослевым культурам оказались сходно приспособленными к крайним условиям среды, какие имеют место в Антарктике.

В докладе Голтермана и сотрудников (Golterman, Bakels a. Jakobs-Mögelin, Нидерланды) обсуждается пригодность фосфатов, содержащихся в илу озер, для роста водорослей. Опыты ставились с культурами *Scenedesmus obliquus*, развитие которого определялось при разных концентрациях фосфатов ($KHPO_4$, менее растворимые $Ca_3(PO_4)_2$, $FePO_4$, гидроокись апатита). В качестве источника фосфатов брался также ил на разной глубине из двух озер. Чтобы установить, используется ли определенная фракция фосфатов из ила, или фиксированный процент всех фосфатов ила, исследовались две фракции — одна со щелочью (NaOH), другая с серной кислотой, каковые должны были представлять соответственно Fe-фосфат и Ca-фосфат.

Установлено, что не только количество клеток, но и скорость роста *Scenedesmus* зависят от концентрации фосфатов в пределах от 10 до 1000 мкг/л, возрастая с увеличением их содержания. Далее оказалось, что $FePO_4$ полностью пригоден для роста *Scenedesmus*, тогда как $Ca_3(PO_4)_2$ не освобождает фосфат в раствор и усиления роста с ним не происходит. Что касается фосфатов из ила, то клетки *Scenedesmus* превосходно развивались на илу, хотя не все фосфаты ила оказывались пригодными. Было также показано, что *Scenedesmus* не использует фосфат, если его содержание в воде падает ниже 10 мкг/л.

При исследовании сезонных изменений биотического (видового) разнообразия сообщества в пресных водоемах Уинер (Winner, США) главной задачей ставил определить, отражаются ли эти изменения пресноводного планктона на изменениях пигментного отношения сообщества, ибо согласно теории Маргалефа наиболее простым и удобным индексом не только видового, но и биохимического разнообразия сообщества (экосистемы) служит отношение концентрации каротиноидов к концентрации хлорофилла *a* в сообществе. Это отношение предполагается низким при малом разнообразии и высоким при большом разнообразии. В качестве второй задачи имелось в виду исследовать, отражаются ли сезонные изменения зрелости экосистемы на пигментном отношении и на видовом разнообразии. Материал собирался в небольшом пруду в штате Огайо почти еженедельно в течение года. Определялись индекс разнообразия планктона и пигментные отношения. Последние изменялись в I и II от 2 до 3. в VI, VII и однажды в конце VIII были больше 4. При сравнении этих отношений с индексом разнообразия согласия не было обнаружено: при минимальном пигментном отношении (в I и II) индекс разнообразия был высоким, при максимальном отношении (в V, VI, VII) он был низким; согласия не было, брался ли только сетной планктон или весь планктон. Что особенно инте-

ресно — изменение разнообразия всего планктона не было в согласии с изменением разнообразия метазойного планктона.

Следовательно, все части экосистемы не могут быть на одном уровне зрелости и в отношении своего разнообразия могут проявлять себя в прямо противоположном направлении. Кроме того, при установлении пигментного отношения необходимо учитывать наличие в толще воды пигментов отмершего планктона, что должно тоже отражаться на пигментном отношении. И еще одно: употребление для экстрагирования пигментов ацетона не позволяет дифференцировать функционирующие пигменты и пигменты мертвых клеток.

Доклад Сладечковой (Sládečková, Чехословакия) был посвящен обсуждению приемов контролирования слизистых пленок и водорослей в охладительных системах. Эти слизистые образования вызывают серьезные потери при теплоотдаче, обусловливают коррозию металла.

В докладе описываются главные типы охладительных установок. Изображается схема повторно-циркулирующей охладительной системы, дается подробная оценка различных неорганических и органических биоцидов, применяемых для подавления развития слизистых и водорослевых обрастаний в США, в ГДР и ФРГ (из неорганических — хлорин, хлорфенол, бром, перманганат калия, ртутные соединения, иод и серебро, соли меди). Применяется и ряд органических биоцидов. Проведенные автором опыты с токсическим действием некоторых биоцидов на дафний, тубифицид, нитчатые зеленые водоросли и слизистые пленки из конденсаторов, а также опыты в специально смонтированных проточных установках и непосредственно в охладительных системах тепловой электростанции дали слабый положительный эффект. Наиболее эффективный результат был получен с перекисью водорода.

В докладе Косквино де Бусси (Cosquino de Bussy, Нидерланды) обсуждается применение различных гербицидов для регулирования тех помех, которые создаются водными растениями (особенно водорослями) в плавательных бассейнах и оздоровительных прудах Нидерландов. В больших бассейнах в плавательный сезон благодаря сильному развитию водорослей прозрачность воды снижалась до 30—50 см. При добавлении же гербицида-диурона весной до возможного летнего развития водорослей прозрачность в течение плавательного сезона оставалась в пределах 120—270 см. При этом для регулирования развития макрофитов и нитчатых водорослей достаточны дозы диурона порядка 0.2—0.4 мг/л. Для подавления же развития водорослей (*Chlorella*, *Chlamydomonas* и др.) доза диурона должна быть выше (до 1 мг/л). Установлено, что при дозах диурона от 0.5 до 1.2 мг/л зоопланктон (коловратки, рачки) не гибнет и его присутствие бывает даже желательным, так как он выедает фитопланктон. Приводятся случаи, когда прозрачность воды возрастала до 100—270 см при наличии в плавательных бассейнах зоопланктона.

Для получения более детальных представлений о влиянии и стойкости гербицидов ставились испытания в тэнках емкостью 3 м^3 и диаметром 2 м, наполняемых водопроводной водой, куда добавлялся диурон в дозах от 0.5 до 1.5 мг/л с целью подавления фотосинтеза развивающихся в тэнках хламидомонад, хлорококковых и определения продолжительности действия диурона. Осветление воды от густой массы *Chlorella* при дозе диурона 1 мг/л происходило через 25 дней, при дозе 1.6 мг/л — через 17 дней. Прозрачность свыше 250 см сохранилась в первом случае дольше 4 мес., во втором — около 4 мес., а исчезновение диурона из воды соответственно через 8 и 6 месяцев. Проводились также опыты в тэнках с добавкой дафний и без добавки и установлено, что в тэнках с дафниями при дозе диурона 0.5 мг/л прозрачность все время была больше 250 см.

Интересно то, что в больших плавательных бассейнах прозрачность от 170 до 270 см могла сохраняться даже тогда, когда диурон в воде более уже не обнаруживался.

Доклад Абелевича (Abeliovich, Израиль) был посвящен цветению воды синезелеными водорослями и режиму O_2 в рыбоводных прудах Израиля, в которых неоднократно наблюдались цветения, сопровождающиеся истощением растворенного в воде O_2. Исследовались 4 пруда, в 3 из них вносились N- и P-удобрения, 4-й пруд служил контрольным. Определялись концентрация O_2, световой режим, содержание разных форм N и P, концентрация хлорофилла *a*, проводилось и микроскопическое изучение планктона. Установлено, что развитие водорослей до степени цветения воды происходит только при N-удобрениях, тогда как добавка P роли не играла. Очевидно, фосфорные соединения не были фактором, ограничивающим развитие водорослей в прудах, в илу которых наблюдалось накопление фосфатов в виде солей Ca и Fe после производившегося летом удобрения прудов. Хотя фосфорные соли в илах прудов находились в виде нерастворимых солей Ca и Fe, тем не менее для водорослей они были пригодны, ибо по мере потребления водорослями растворимых фосфатов равновесие между растворимыми и нерастворимыми фосфатами нарушалось, в результате чего находящиеся в илу фосфаты растворялись в воде. Скорость поступления фосфатов из осадков зависела только от скорости активного потребления фосфатов водорослями.

Что касается режима O_2 в прудах, то оказалось, что режим этот зависит не столько от размера популяции, сколько от физиологического состояния водорослей. Оно, очевидно, благодаря интенсивному удобрению азотом было столь удовлетво-

рительным, что ни разу не наблюдалось дефицита O_2. Несомненно, что для предотвращения истощения O_2 и гибели рыб при цветениях необходимо управлять биомассой водорослей, удерживая ее в равновесии со всеми другими компонентами экосистемы с помощью ограниченной программы удобрений, приспособленной к каждому конкретному случаю.

Интересный вопрос о распределении цианофагов был затронут и освещен в докладе Падана и Шило (Padan a. Shilo, Израиль). Предполагалось, что массовое появление синезеленых и их внезапное исчезновение обусловливаются вирусами или цианофагами, а не только представляет результат снижения и распада. Поэтому интересно было изучить распределение цианофагов в природных биотопах вместе с исследованием колебаний популяций синезеленых. За два последних года в Израиле было исследовано 40 проб воды из разных рыбоводных прудов. В более чем 90% этих проб, обогащенных *Plectonema*, были найдены специфичные для этой водоросли цианофаги. Они были найдены и в воде Тивериадского озера. Подсчет цианофагов из 5 прудов дал цифры от 1 до 13 000 клеток/л. Последняя цифра связана с началом цветения воды синезелеными. Вирусы, активные в отношении *Plectonema*, были обнаружены также в прудах США (Safferman, 1967) и в Индии (Singh a. Singh, 1967). Всюду размножение вирусов было связано с развитием синезеленых. Установлено, что чувствительные к цианофагам водоросли присутствуют в большой концентрации в прудовой воде в динамическом равновесии с вирусами. Вот почему и бывает трудно изолировать хозяина-водоросль прямо из природных источников, содержащих вирус. Для такой изоляции необходимо найти условия, благоприятствующие развитию водорослей и тормозящие рост вирусов. При данном исследовании такие условия были получены путем разбавления испытуемых проб воды и, следовательно, редукцией вирусной абсорбции.

В докладе Буррелли (Bourrelly, Франция) высказываются некоторые замечания к классификации синезеленых водорослей, к подклассу гормогониевых, которых автор делит на 2 порядка — *Stigonematales* и *Nostocales* (=*Oscillatoriales*). В пределах первого порядка он различает 5, в пределах второго 6 семейств. Для каждого семейства приводится перечень родов. Автор считает, что анализ «родов» гормогониевых, произведенный им, приближается к системам Гейтлера и Фрича, отличаясь лишь уменьшением числа семейств, упразднением некоторых родов и некоторыми другими изменениями.

В докладе Фогга (Fogg, Великобритания) излагаются результаты исследований газовых вакуолей и гетероцист синезеленых. Оказывается, стенки газовых вакуолей не представляют собой непроницаемые структуры, как это признавалось раньше; они легко проницаемы для N, O_2, аргона и, возможно, для других газов. Необходимо пересмотреть как функцию газовых вакуолей, так и механизм их образования. Что касается гетероцист, то это азот-фиксирующие органы синезеленых. В пользу этого говорят следующие факты: 1) способностью фиксировать N обладают только синезеленые с гетероцистами; исключение представляет *Trichodesmium*, но это надо проверить на чистой культуре и с надлежащей методикой; 2) аммоний и другие источники N, которые полностью подавляют фиксацию N, подавляют и образование гетероцист; 3) при переносе водоросли из аммонийной среды в среду без соединений N восстанавливаются параллельно как азотфиксация, так и образование гетероцист; 4) кислород снижает активность азотфиксирующей системы, поэтому, вероятно, имеет значение то, что эта система у водорослей отделена пространственно от фотосинтезирующих участков, в которых продуцируется O_2. Сами же гетероцисты, хотя и содержат хлорофилл *a*, не способны к фотосинтезу и к выделению O_2, но зато они проявляют энергичную дыхательную активность, в них преобладают восстановительные процессы, что способствует фиксации N.

Определенный интерес привлек к себе доклад Голубика (Golubic, США), носящий название «Традиция и ревизия в системе синезеленых». Обращаясь сначала к прошлому систематики синезеленых, докладчик делит специалистов по этой группе на дробителей, объединителей и умеренных объединителей, относя к последним и русских систематиков — Еленкина, Полянского и Голлербаха, правда, отмечая, что русская школа иногда практиковала объединение на уровне вида и дробление на уровне рода и таксонов более высокого ранга. Исторически разработанную систему как целое докладчик представляет себе как серию чередующихся накоплений описаний новых видов и радикальных сокращений числа видов при периодических ревизиях, каковые не имели успеха вследствие скудности наблюдений и из-за отсутствия знания истинной природы таксона у синезеленых. Обсуждаются природа таксона, значимость генетических и экологически обусловленных признаков, понятия «микроспециес» и «макроспециес». Большой раздел доклада посвящается обсуждению традиционных и ревизионистских тенденций и решений, касающихся понимания отдельных единиц и номенклатуры на уровне вида и рода. Докладчик считает, что их необходимо заново пересмотреть. Касаясь концепций мелких и крупных видов, докладчик отмечает преимущества и недостатки той и другой и особо указывает на трудности, которые возникают при выявлении объективных критериев для описания родов. Заканчивается доклад признанием необходимости кроме морфологических и экологических признаков располагать сведениями об ультраструктуре, физиологии и биохимии группы.

В докладе Пилена (Peelen, Нидерланды) обсуждаются возможности предупреждения развития синезеленых в дельтах рек Рейна, Мааса, Мёзы и Шельды, расположенных в пределах Нидерландов.

По так называемому «плану дельты» предполагается с помощью плотин зарегулировать почти все рукава дельт названных рек к 1977 году, в результате чего за счет поступающей морской воды и пресных речных вод образуются водохранилища с соленостью воды около 300 мл/л. Одно такое водохранилище создано еще в 1950 г. в дельте р. Маас. В нем ежегодно наблюдаются цветения воды, вызванные *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*. При этом вода приобретает неприятный запах, обогащается вредными токсинами. А так как предполагается будущие водохранилища использовать для питьевых, промышленных, сельскохозяйственных и других нужд, создается необходимость сделать воду возможно более чистой. С этой целью намечается для предупреждения цветений провести: а) обработку воды хлорным железом, получаемым как побочный продукт на сталелитейных заводах; б) обработку воды гербицидами — монуроном или диуроном в концентрации 1 мг/л, и в) обработку воды цианофагами, которые, по данным израильских исследователей (Padan a. Shilo, 1969), обладают высокой видовой специфичностью.

В докладе Рахата (Rahat, Израиль) описываются и обсуждаются некоторые методы выборочной (селективной) изоляции водорослей. Так, изоляция *Prymnesium parvum* из Тивериадского озера производилась путем повторных (через 4—5 дней) пересевов в стерильную среду «SM», сначала обогащенную $NaNO_3$, а потом этионином (аминокислота) в концентрации 1 мг/л. Этионин токсичен для других водорослей (Johnson и др., 1957). После 5 пересевов получилась одноводорослевая культура *Prymnesium*. Делались попытки различными способами изолировать синезеленую типа *Romeria*, встречающуюся в смешанных культурах. Однако здесь ни один метод успеха не имел. Смешанные культуры подвергались раздроблению ультразвуком в течение 1 мин. Нити синезеленых разрывались на короткие палочки, шарики, тогда как другие водоросли и амебы разрушались. Субкультуры в среде «SM» в результате воздействия ультразвука становились одноводорослевыми культурами синезеленой водоросли. Дополнительно смешанные культуры подвергались воздействию t° 0, 40, 50 и 60° в течение 1—6 часов, потом пересевались в среду «SM». В культурах от 0 до 40° как амебы, так и синезеленые сохранялись, а из культур, содержащихся при 50° в течение 3 и 4 часов соответственно, были получены 2 одноводорослевые культуры. Предполагается, что накопление данных по таким одноводорослевым культурам можно использовать в прикладной лимнологии, например для заблаговременного обнаружения токсичной водоросли до того, как она достигает токсического уровня.

Доклад Улитцура (Ulitzur, Израиль) был посвящен описанию приемов очистки и разделения токсинов, образуемых *Prymnesium parvum* (образует он гемолизин, ихтиотоксин). В докладе описываются методы изоляции и очистки гемолизина *Prymnesium*, причем лучшей растворяющей смесью оказалась смесь хлороформа и метанола в отношении 2 : 1. Описывается также разделение очищенных токсинов с помощью тонкослойной бумажной хроматографии (TLC). Очищенные токсины адсорбировались на кремневом геле, служащем сорбентом (поглотителем). Токсин гемолизин распадался при этом на 6 различно окрашенных пятен, свидетельствующих о его гетерогенности. Этим путем было установлено, что гемолизин содержит по меньшей мере 6 отдельных токсических компонентов. Каждый из них в настоящее время проанализирован в отношении своих химических и биологических свойств. Найдено также, что отношение между различными токсическими активностями может изменяться при разных условиях развития.

Результатам изучения источников (элементов) токсичности трех видов *Ochromonas* и близких к ним хризофицей был посвящен доклад Шпигельштейна с сотрудниками (Spiegelstein, Reich a. Bergman, Израиль). Названные жгутиковые культивировались в соответствующих средах при 18—20° при непрерывном освещении или в темноте. В конце развития экстрагировались токсины с помощью метанола (Тм) или ацетона (Та) и ставились биологические тесты на гемолитическую и ихтиотоксическую активности этих токсинов из разных штаммов.

Ихтиотоксическая активность определялась или путем инъекции токсинов в брюшную полость гамбузии, или последняя погружалась в токсин. Токсины *Ochromonas* обнаруживали стойкость к ультрафиолетовой радиации. Так, токсины *O. danica* умеренно активируются при освещении видимым светом и сильней активируются при ультрафиолетовой радиации. Очевидно, для полной активации токсинов *Ochromonas* необходимо выставлять культуры на свет, однако токсины, продуцируемые в затемненных культурах, по меньшей мере столь же эффективны, как и при освещении. Установлено, что ихтиотоксическая активность токсинов в 5—10 раз выше при погружении рыбы в токсин, нежели при инъекции токсина в брюшную полость рыбы. При этом требуются разные дозы токсина, чтобы убить рыбу при методе погружения или при инъекции.

Доклад Фоса (Fuhs, США) был посвящен выяснению ограничивающей роли фосфора на развитие диатомовых. Были исследованы определенные штаммы *Cyclotella nana* и *Thalassiosira fluviatilis*, выращенные в искусственной морской воде с добавкой питательных солей и витамина B_{12} в избытке, исключая P, который в концентрации 50 и 100 мкг/л ограничивал рост. Выращивание проводилось при освещенности 2000—6000 лк. Содержание P и его изменения оказывали несомненное влияние на скорость роста диатомей. Причем P может влиять на рост только

в узких пределах низких концентраций. Так, рост *C. nana* прекращался при содержании P на клетку 0.9×10^{-6} г-атома, а *T. fluviatilis* при содержании P на клетку 12.5×10^{-15} г-атома. Но скорость роста диатомей зависит также от света, температуры и других факторов, и максимальные величины роста наблюдаются при оптимуме этих факторов. Изменяются не только скорости роста, но и другие параметры клетки, например содержание в клетках углерода (C).

Вопрос о влиянии солености воды на развитие хлорококковых, в частности *Scenedesmus*, был обсужден в докладе Мора (Mur, Нидерланды). Применялся как культуральный метод, так и исследование в природных условиях. Для полевых исследований были взяты 5 точек (№№ 6—2) в канале, идущем сразу позади плотины в восточном направлении и входящем в так называемый «Северный канал Голландии» (СКГ). В последнем была взята 1 точка (№ 1). В польдерах близ дамбы вода полигалинная, к востоку становится более пресной и близ СКГ становится олигогалинной: в начале канала соленость 7000 мг/л, а при входе в СКГ — 1000 мг/л. Через 4-недельные промежутки брались пробы воды. Бо́льшая часть групп водорослей, исключая перидиней, обнаружила уменьшение числа видов с повышением солености. Большое уменьшение наблюдалось у хлорококковых. В пунктах 1 и 2 (в СКГ и близ него) было найдено 90, а в пункте 6 — 42 вида, а если взять одни виды *Scenedesmus*, то их было соответственно 42 и 18. Наибольшее количество видов *Scenedesmus* в канале было при соленостях 2500—3600 мг/л.

Из воды, взятой на тех же 6 пунктах, ставились культуры в ряд сред с повышающейся соленостью, но при постоянной концентрации N, P и Fe.

По отношению к *Scenedesmus westii* было установлено, что предельная максимальная соленость, при которой культура его может расти в природе, лежит между 4000 и 6000 мг/л. При солености 6000 мг/л клетки в ценобиях начинают деформироваться, особенно резко это проявляется при солености 8000—12 000 мг/л.

Интересно, что если в природе наибольшее уменьшение числа видов наблюдалось при соленостях между 2000 и 4000 мг/л, то в культурах только один *Sc. protuberans* развивался нормально при этих соленостях, все же остальные виды переносили более высокие солености. Следовательно, в культурах виды более эвригалинны, чем в природных условиях.

В результате проведенных исследований докладчик приходит к следующим выводам.

1. Вопрос об автохтонном существовании пресноводных хлорококковых в солоноватой воде зависит от максимальной солености, имеющей место в течение годового цикла.

2. В опытах с культурами следует учитывать не только скорость роста, но и морфологию ценобиев и клеток, что может содействовать более правильной оценке экологии водорослей.

Исходя из имеющихся литературных данных о том, что между водными макрофитами и фитопланктоном существует антагонизм, докладчики Миллигэн и Барановский (Mulligan a. Baranowski, США) поставили перед собою задачу выяснить, какая имеет место связь между этими двумя сообществами. С этой целью ставились опыты в сосудах, наполненных природной почвой и водой, в них вводились водные макрофиты (*Alisma* и др.), в воду вносились соли N и P в разных концентрациях. Было установлено, что высокие концентрации питательных солей способствуют развитию фитопланктона, а низкие вызывают более высокие урожаи макрофитов. Нитчатые водоросли занимают промежуточное положение. Высокие урожаи макрофитов никогда не совпадали с богатством популяций фитопланктона. Следовательно, бесконтрольное удобрение природных водоемов питательными солями должно приводить к развитию фитопланктона за счет макрофитов. При этом при разных уровнях удобрений наблюдались и разные комбинации организмов фитопланктона.

В докладе Павони (Pavoni, Швейцария) преследовалась задача установить, имеется ли связь между биомассой планктона и содержанием азота в нем и можно ли определением азота в планктоне заменить кропотливый трудоемкий расчет биомассы. Для ответа на эти вопросы исследовались: 1) сетяные пробы фитопланктона из озера Люцерна, 2) культуры водорослей и 3) пробы непрофильтрованной воды из того же озера. Исследования проводились на массовых видах — *Oscillatoria rubescens* и *Synedra acus*. Определялись сухой вес, сухой органический вес, отношение того и другого к содержанию азота, отношение их к биомассе, отношение биомассы к азоту. Установлено сравнительно хорошее соответствие между сухим весом, содержанием азота в планктоне и биомассой фитопланктона в сетяных фракциях и в культурах. Оказалось, что отношения сухого органического веса к содержанию азота и биомассе фитопланктона зависят от видового состава водорослей. Так, диатомовые содержат меньше N на сухое органическое вещество. Кроме того, при определении биомассы диатомей последняя сильно завышается, так как учитываются при этом и вакуоли клеток. В результате проведенных исследований предлагается в программу исследования озер вместо трудоемкого определения биомассы ввести точное, требующее меньше времени определение на разных глубинах содержания азота планктона по методу Шмида (Schmid, 1968). Признается также полезным параллельно определению азота планктона в качестве контроля делать отдельные оценки сухого органического вещества, а также биомассы, беря для этого 1 или 2 смешанные пробы, чтобы получить средний множитель для оценки биомассы планктона в период взятия проб.

В обзорном докладе Тэллинга (Talling, Великобритания) освещается сфера действия вертикального перемешивания и некоторые биологические и химические последствия его в тропических африканских озерах. Поскольку в тропиках сезонные изменения и t°, и солнечной радиации минимальные, там вертикальное перемешивание играет существенную роль. Регулярное нарушение термической стратификации прежде всего сказывается на химизме, на режиме кислорода в водоемах. В одних озерах после перемешивания поверхностные воды, более богатые кислородом, распространяются до дна, в других при перемешивании лишенная O_2 придонная вода распространяется по всей водной толще. С перемешиванием связан транспорт питательных веществ, скопившихся у дна, и перенос их в освещенную зону, что способствует большему развитию фитопланктона. Отмечается обилие *Melosira nyassensis* в ряде африканских озер в период усиления перемешивания или после него, также имеет место увеличение популяции *Nitzschia acicularis* в озере Виктория в результате приноса питательных веществ благодаря перемешиванию. По-иному на перемешивание реагируют синезеленые водоросли; поэтому связь между перемешиванием и валовой оценкой урожая гетерогенного фитопланктона представляется маловероятной. Возможны также и неблагоприятные следствия вертикального перемешивания для фитопланктона, так как с перемешиванием связан транспорт вверх токсических веществ, кроме того, играет отрицательную роль ослабление освещенности для клеток, циркулирующих в глубоком более темном перемешиваемом слое.

В докладе Эрена (Eren, Израиль) излагаются результаты изучения хода развития *Peridinium cinctum* f. *westii*, собранного в озере Тивериадском. Во время весеннего цветения воды и после этого ежемесячно собирался ил со дна озера и определялось распределение клеток названной перидинеи в планктоне озера. Распределение было неравномерно пятнистым: в пределах пятен находились тысячи и десятки тысяч клеток в 1 мл, а в промежутках — лишь десятки или немногие сотни клеток. В илу на дне были найдены цисты с характерными двумя блестящими красными телами неизвестной функции; количество цист выражалось десятками во время цветения и сотнями на 1 г ила после цветения.

Установлено, что процессом инцистирования управляет t°, хотя не исключено влияние и других факторов — внешних и внутренних. Во всех случаях температура в 33° летальна для этого организма. Наличие или отсутствие света не влияет на скорость инцистирования. Прорастание цист и выход из них подвижных клеток происходят под влиянием t°. При инкубации цист при разных t° прорастание всего быстрее происходит при 15°, хотя наблюдается и при более высокой t°.

Клетки, вышедшие из цист, в точности сходны с клетками перед инцистированием, отличаясь только наличием красных тел, появляющихся при образовании цист. При первом делении вышедших из цист клеток образуются 2 клетки с одним красным телом в каждой. При втором делении образуются 1 клетка с красным телом, другая без него, и, наконец, клетки с красными телами исчезают из популяции.

Довольно обстоятельное описание особенностей трех действующих в Израиле водохранилищ содержится в докладе Левентера (Leventer, Израиль). Водохранилища питаются водой из Тивериадского озера, отличающейся высокой соленостью, большой жесткостью, относительно бедной N и P. Южное водохранилище получает воду кроме озера и из других источников с более низкой соленостью и высоким содержанием N и P. Оно используется для питьевых целей. Дно водохранилищ гравийное, стенки бетонированные. В докладе характеризуется прозрачность воды, режим O_2, P и N. Содержание растворенного кислорода в двух северных водохранилищах уменьшается (до 70% насыщения) дважды в году: в V—VI при разложении донных растений и осенью или зимой в период отрыва донных растений и поступления их в толщу воды. Эти погруженные растения влияют на O_2, иногда повышая его содержание в глубоких слоях. В южном водохранилище летом, в VI—IX, наблюдается стратификация O_2 — с дефицитом его в глубоких слоях (V—VIII). Фосфаты в воде водохранилищ содержатся в малом количестве, но азота, чаще в форме нитратов, много, особенно в южном водохранилище. Прозрачность воды в северных водохранилищах высокая (до 4.5 и 6 м), в южном — низкая (1—2 м).

Северные водохранилища имеют речной режим и бедный фитопланктон. За исключением *Peridinium cinctum*, поступающего из озера, но не дающего в водохранилище развития (отмирает и оседает на дно) преобладают зеленые и диатомовые водоросли. В южном водохранилище, богатом N и P, фитопланктон развивается обильно. Несколько раз в году возникает цветение воды диатомовыми. Синезеленые (*Anabaena*, *Oscillatoria*) появляются в VIII—IX, но цветения не вызывают, возможно, из-за обилия нитратов. В северных водохранилищах биологические процессы в сильной степени зависят от дна, куда выпадает все органическое вещество, поступающее из озера. Интенсивный биологический процесс в течение года происходит на границе дно—ил.

Некоторые сведения о фитопланктоне и первичной продукции содержатся в докладе Фрея (Frey, США), посвященном результатам лимнологических исследований большого и глубокого озера Ланао на Филиппинских островах, материалы из которого в свое время обрабатывал еще Вольтерек (Woltereck, 1941). Среди небогатого фитопланктона в озере преобладают *Pediastrum*, *Botryococcus*, *Melosira granulatum*, *Ceratium*, а в центрифугированном планктоне много мелких жгутико-

вых. На основании трех серий с радиоизотопом C^{14}, 24 V, 9 VI и 16 VI 1968 из темных и светлых склянок, опускаемых на разные глубины на 3 часа (9—12 часов), был установлен максимальный фотосинтез: 24 V на глубине 5 м (1% от поверхностной освещенности был на глубине 15.1 м), 9 VI на глубине 3 м и 16 VI на глубине 1—3 м (1% от поверхностной освещенности был на глубине 10.8 м). Отношение V/O,[1] предложенное Rodhe (1958), в озере постоянное, как это Родэ нашел и в шведских озерах. Фотосинтез в основном осуществлялся нанопланктоном (9 VI — 82%, 16 VI — 88% от всего фотосинтеза). Макропланктон (сетной планктон) на глубине 7 м и глубже в фотосинтезе не играл роли.

Фос (Fuhs, США) сделал еще один методический доклад на тему «Интерференционная микроскопия гранул полифосфата и газовых вакуолей синезеленых», но в трудах Конгресса был опубликован всего лишь краткий реферат этого доклада, сам же доклад целиком был опубликован в 1969 г. в журнале «Österreichische botanische Zeitschrift», 116 : 411—422.

Какое же заключение можно сделать из проведенного обзора докладов?

Прежде всего вызывает недоумение размещение докладов по указанным в начале данного обзора рубрикам. Непонятно, почему доклады на сходные темы попали — одни в раздел «продуктивность», другие в раздел «озера», или доклады, посвященные системе водорослей (доклады Буррелли и Голубика), помещены в раздел «экология», или доклады методического характера (доклады Рахата и Улитцера) внесены в тот же раздел «экология» и т. д.

Что касается количества докладов, сделанных представителями разных стран, то наибольшее число докладов на конгрессе сделали американцы и израильтяне (32 и 17), на их же долю приходится больше докладов по водорослям и первичной продуктивности (9 и 8), при этом первых интересовали вопросы продуктивности, экологии и методы исследования, вторых — «цветение» воды, образование водорослями вредных токсинов, способы очистки воды озер, разделения и удаления токсинов из водоемов. 4 доклада сделали голландцы, 2 — англичане и по одному докладу — представители Канады, Чехословакии, Франции, Швейцарии и Ганы. Наиболее интересные и обстоятельные сообщения принадлежали следующим участникам Конгресса: Гольдману и Армстронгу (США), Цинеру (США), Падану и Шило (Израиль), Фоггу (Великобритания), Улитцеру (Израиль), Тэллингу (Великобритания), Голубику (США) и Шпигельштейну (Израиль). Прения по докладам или совсем отсутствовали или ограничивались одним-двумя вопросами, обращенными к докладчику, редко развертывалась более оживленная дискуссия.

Поражает пестрота и случайность сделанных на Конгрессе докладов, не объединенных вокруг стержневых проблем, что объясняется, очевидно, отсутствием отбора докладов, предоставлением возможности высказаться всем желающим без всякого ограничения.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 III 1971).

---

[1] V/O — отношение $мгС/м^3$ при максимуме к $мгС/м^2$ поверхности озера.

Vol. LVIII *No. 2*

February 1973

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. М. Гельфер* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 11/XI 1972 г. Подписано к печати 19/I 1973 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Печ. л. 9$^1/_2$ + 1 вкл. ($^1/_8$ печ. л.) = 13.47 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15,39. Тип. зак. 1521. М-35026. Тираж 2625.

[illegible]-я тип. Издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056